



annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1979

Vol. 11. N° 2

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
R 11 (2) 131-287 (1979)

AZE11.2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- P. CHARTIER, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A., 78000 Versailles.
- J. MAMY, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A., 78000 Versailles.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- A. COLÉNO, Chef du Département de Pathologie végétale, I. N. A., Paris Cedex 75231.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- B. HURPIN, Chef du Département de Recherches de Zoologie, 78280 Guyancourt.

Annales de Zootechnie.

- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBÔT, Directeur de la Station de Biochimie I et Physico-Chimie des céréales et de leurs dérivés C. E. R. D. T. A., le Noyer Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la qualité des Blés, I. N. R. A., 16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F., 54280 Seichamps.
- J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F., 54280 Seichamps.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Theix, Saint-Genès Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A. B. A. B. B., C. N. R. Z. 78350 Jouy-en-Josas.

- C. THIBAUT, Directeur de Recherches à l'I. N. R. A., C. N. R. Z., 78350 Jouy-en-Josas.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

AVIS AUX LECTEURS

Les lecteurs des Annales de Zoologie, Ecologie animale sont informés que ces Annales cesseront de paraître avec le n° 4, du volume 11, 1979.

L'Institut National de la Recherche agronomique a en effet décidé de s'associer avec le Centre National de la Recherche Scientifique et l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer pour publier — avec la Société Gauthier-Villars — la revue **Acta oecologica** (Directeur : M. Lamotte, Professeur titulaire de la Chaire de Zoologie à l'Ecole Normale Supérieure de Paris). Celle-ci comportera trois séries :

- A. — *Oecologia generalis*.
- B. — *Oecologia applicata*.
- C. — *Oecologia plantarum*.

Les abonnés aux Annales de Zoologie, Ecologie animale sont invités à s'abonner à ces Acta oecologica et plus particulièrement, à la série B, *Oecologia applicata* (Rédacteur en Chef : B. Hurpin, Chef du Département de Zoologie de l'I.N.R.A.), qui prend la suite des Annales de Zoologie, Ecologie animale.

Ils recevront prochainement toutes indications sur les conditions d'abonnement aux Acta oecologica.



annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1979

Vol. 11 . N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Le radio-tracking en forêt, expériences menées sur le Chevreuil (*Capreolus capreolus*)

G. L. JANEAU, J. P. QUERE, F. SPITZ, J. P. VINCENT

*Laboratoire de la Faune sauvage et de Cynégétique
Centre national de recherches zootechniques, INRA,
78350 Jouy en Josas*

Résumé

Ce travail a pour but de mettre au point une technique légère d'utilisation du radio-tracking pour deux ou quatre personnes en milieu forestier. Les expériences ont été menées sur le chevreuil dans une forêt de basse Normandie. Une description précise du matériel et de la méthode utilisés ainsi que les résultats d'ordre technique d'une expérimentation de plus d'une année précède un bilan méthodologique et technique. Ce dernier est positif, et grâce à la mobilité et à la légèreté des systèmes de réception, ce genre de radio-tracking fournit un outil précieux et abordable à l'écologiste.

Introduction

Le radio-tracking, c'est-à-dire la localisation à distance d'animaux ou d'objets porteurs d'un émetteur radio, apparaît actuellement comme un outil indispensable pour l'écologiste et l'éthologiste compte tenu du nombre et de la qualité des renseignements qu'il apporte. Mais si son utilisation est simple en milieu ouvert (plaine) elle se complique dès que l'on aborde les milieux forestiers ou montagnards. Déjà aux Etats-Unis bon nombre de chercheurs ont essayé de mettre au point des systèmes utilisables en forêt mais ceux-ci se sont avérés soit très satisfaisants mais très lourds à manier (installations automatiques), soit très légers mais fort imprécis. Nous avons cherché dans cette étude à décrire un compromis entre ces grandes installations coûteuses et les méthodes très légères. Nous avons pris pour base des travaux de chercheurs étrangers réalisés dans des conditions plus ou moins comparables (Ingliš J. M. et *al.*, 1968 ; Heezen K. et Tester J. R., 1977, etc...).

Présentation sommaire du lieu d'étude

Notre étude a été réalisée dans la forêt de Bellême (2 300 ha) située dans le département de l'Orne. Ce massif forestier composé de Chênes et de Hêtres, est traité en futaie régulière c'est-à-dire que nous y rencontrons ces essences depuis les stades du fourré jusqu'au stade de la futaie âgée (200 ans). La topographie très mouvementée par endroit a entraîné quelques problèmes dont nous reparlerons (fig. 1). Le peuple-

ment en grands animaux est composé principalement de chevreuils, auxquels s'ajoutent quelques sangliers. Nous avons capturé au début de l'année 1976 plusieurs chevreuils dont cinq ont été munis de colliers contenant un émetteur radio.

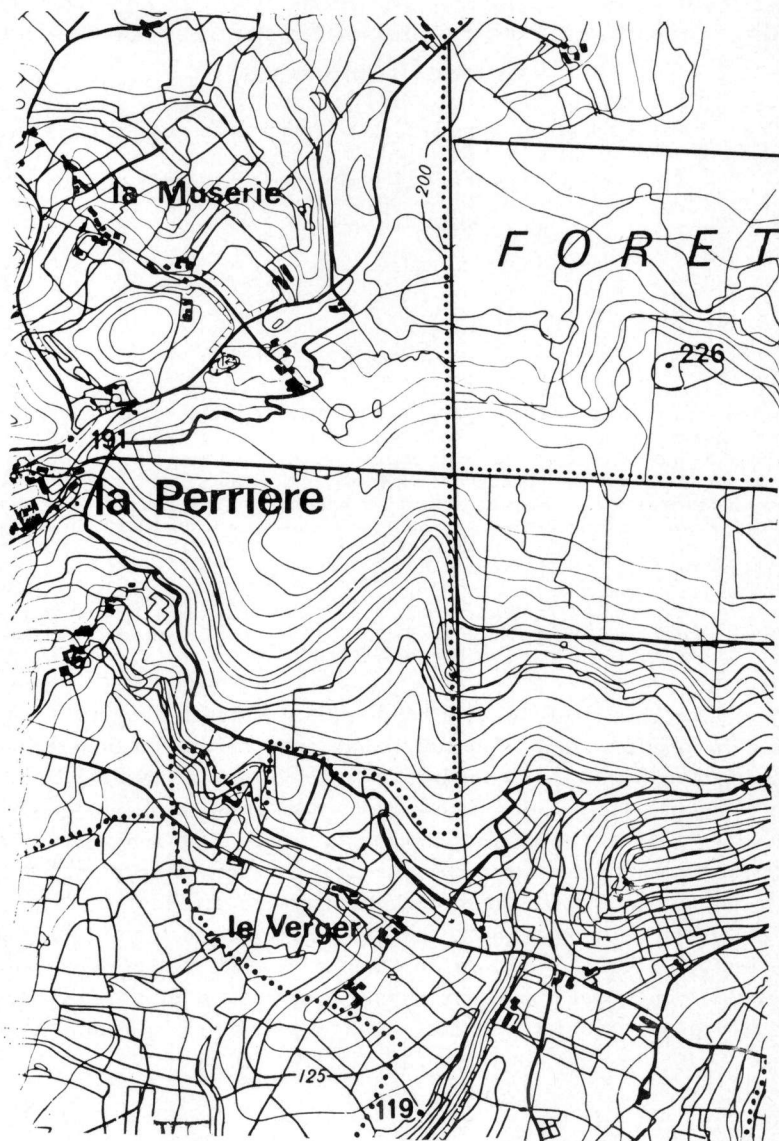


FIG. 1. — Photocopie de la carte IGN au 10 000^e du secteur d'étude.

Méthodes et techniques

Notre méthode qui utilise un matériel très léger est dérivée de celle employée par Inglis (*loc. cit.*) et par Heezen et Tester (*loc. cit.*). La localisation a été réalisée grâce à

deux antennes placées sur de petites tours de 6 m de haut, espacées de 800 m, grâce aussi à une antenne portée par un véhicule, d'après les idées énoncées par Hallberg *et al.* (1974) et par Bray *et al.* (1975). Mais abordons tout de suite en détail les problèmes liés au matériel et ensuite ceux liés aux méthodes.

1. — Les émetteurs et les colliers

Nous avons cherché des émetteurs ayant la plus grande portée possible pour une faible consommation. L'émetteur choisi est le modèle SB 2 de la marque AVM, alimenté par une pile au lithium du type 660-3 T 2 (2,7 V) d'un poids de 48 g. Grâce à cette pile la durée de vie théorique pouvait être de 420 jours ou plus, avec une marge d'erreur liée au nombre de pulsations minute et au montage.

Dans le tableau 1 sont résumés les renseignements sur la durée de vie réelle des émetteurs et les différentes observations sur leur état lors de leur récupération.

TABLEAU 1

Caractéristiques techniques des émetteurs, durée de vie

N° émetteur SB 2	Pile type	Consommation émetteur mA	Durée de vie théorique en jours	Durée constatée en jours	Observations
Témoin	660-3	0,37	427	206	Fin de fonctionnement : pile 1,0 V/base Antenne oxydée/enrobage intact.
1	660-3	0,37	427	100	Emetteur non récupéré. Arrêt de l'émission indéterminé.
2	660-3	0,48	415	454	Animal tué à la chasse le 23.12.77 Antenne cassée, portée > 800 m Enrobage intact
3	660-3	0,36	428	> 460	Animal tué à la chasse le 8.01.78 Antenne cassée, portée > 800 m Enrobage intact
4	660-3	0,32	493	450	Emetteur récupéré le 4.04.78 Antenne cassée, portée > 800 m Enrobage intact
5	660-3	0,38	415	> 460	Emetteur récupéré le 4.04.78 Antenne cassée, portée > 800 m Enrobage intact

Il est bien évident que la durée de vie des émetteurs, calculée à partir des données des constructeurs de la pile et de l'émetteur, est sujette à caution. En effet les performances indiquées sont plus ou moins réelles surtout pour les piles (problèmes de stockage) et un écart de 0,01 ma dans le chiffre donné pour la consommation de l'émetteur est possible. Les constatations que nous pouvons faire sur ces problèmes en examinant ce tableau reflètent bien ce que nous venons de dire. En effet pour l'émetteur témoin et le n° 1 nous avons utilisé des piles stockées 6 mois au laboratoire avant de les

poser, alors que dans les autres cas nous avons utilisé des piles achetées quelques jours avant leur pose.

Il n'est donc pas souhaitable de stocker les piles bien que les constructeurs assurent le contraire. Par ailleurs il convient d'éviter de chauffer les piles lors de leur soudure à l'émetteur (l'emploi des piles en version T2 c'est-à-dire avec deux pattes soudées par le constructeur aux deux pôles de la pile est de toute façon indispensable).

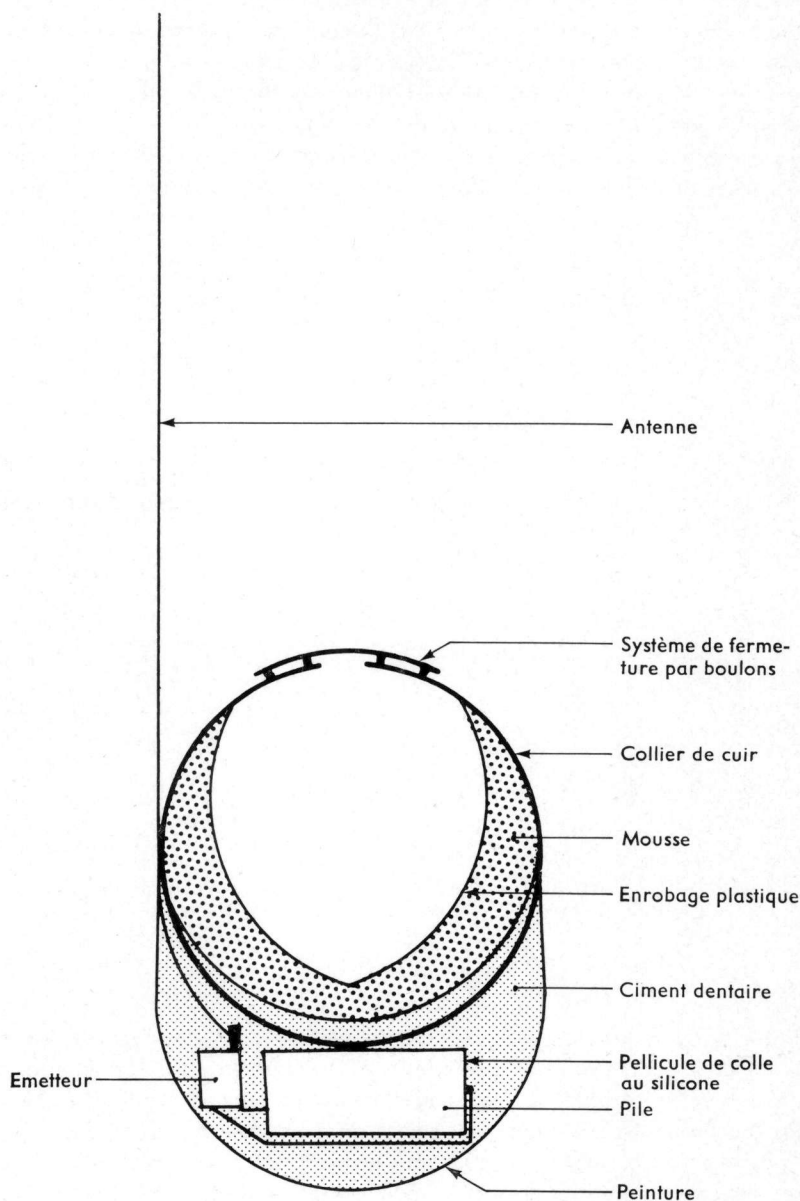


FIG. 2. — Collier émetteur.

Le système d'enrobage du collier émetteur se décompose ainsi :

- enrobage de l'émetteur, de la base de l'antenne et de la pile avec du Rhodorsil (colle au silicone) ;
- moulage d'un ciment dentaire du type « formatray » englobant l'émetteur, la pile et l'antenne ainsi que le collier en cuir ;
- en dernier lieu un rembourrage de mousse est fixé à l'aide de ruban adhésif sur le collier. La fermeture du collier s'effectue avec trois boulons passant dans les deux extrémités du collier et dont les trous sont réalisés sur le terrain, à l'emporte-pièce, après avoir pris les mensurations du cou de l'animal.

Le système d'enrobage nous a donné entièrement satisfaction aussi bien sur le plan de l'étanchéité que sur le plan de la résistance aux chocs et à l'abrasion. Le poids des blocs collier-émetteur est compris entre 300 et 350 g. La majorité du poids se situant sous le cou de l'animal le collier est équilibré et permet la position verticale de l'antenne (fig. 2). Cette antenne de 31 cm de long et 1,5 mm de diamètre est un fil d'acier tressé qui peut être recouvert de plastique pour éviter l'oxydation. A noter que le collier émetteur doit être suffisamment serré. Sa circonférence doit être de 2 à 3 cm plus longue que celle du cou.

Nous n'alimenterons pas la polémique sur la distance maximum et la puissance d'émission. Nous dirons simplement que nous n'avons jamais eu de problèmes dans un rayon de 2,5 km autour de nos antennes réceptrices. En ce qui concerne la fréquence de nos émetteurs (entre 148,5 MHz et 149,1 MHz) il en a été de même. Peut-être aurait-il été souhaitable d'avoir en forêt des émetteurs dans la gamme des 70 MHz mais, pour permettre la standardisation des récepteurs dans notre laboratoire, nous avons travaillé dans les 148 MHz, sans problèmes majeurs.

2. — Les récepteurs

Nous avons utilisé les récepteurs LA 12 Receiver AVM à 24 canaux, alimentés en 12 V sur des piles au cadmium nickel ou une batterie de voiture. A signaler deux pannes consécutives à la pénétration d'eau qui nous ont amené à chercher des protections efficaces contre la pluie et la condensation. Malheureusement aucune solution convaincante n'a pu être trouvée contre cette dernière. Sur le plan pratique ces récepteurs se sont avérés d'un emploi facile et précis avec adjonction d'un casque d'écoute (indispensable).

3. — Les antennes réceptrices

Celles utilisées sur le terrain sont des yagi quatre éléments doubles (Cushcraft corporation) avec le système « Null-peak » AVM. Après plus de 400 jours en permanence sur le terrain aucune oxydation ni altération de l'antenne ou des câbles coaxiaux ne sont apparues.

4. — Les supports des systèmes de réception

a) « Miradors ».

Après avoir déterminé grossièrement les domaines des animaux porteurs d'émetteurs nous avons implanté deux miradors pour supporter nos systèmes de

réception (fig. 3). Ces miradors construits en une journée permettent l'installation des antennes à 8 m au-dessus du sol. Celles-ci sont supportées par un mât en forme de T sur lequel est tracé un repère. Au bas du mât est fixée une aiguille pointée dans l'axe des antennes. Le mât s'emboîte dans un tube sur le sommet duquel est fixée une « rose » orientée d'après le nord magnétique, mais ceci n'est qu'une indication, les



FIG. 3. — *Mirador support d'antenne.*

indications chiffrées de la rose ne sont utilisées que parce qu'elles sont vérifiées sur des émetteurs de position connue. L'ensemble est fixé dans les planchers du mirador (fig. 4). Ce système s'est avéré efficace mais il serait souhaitable par la suite de remplacer les mâts ronds supports d'antenne par des mâts carrés en profilé qui permettraient un positionnement de l'aiguille plus stable. Le choix du lieu précis de l'implantation du mirador sera discuté dans la suite.

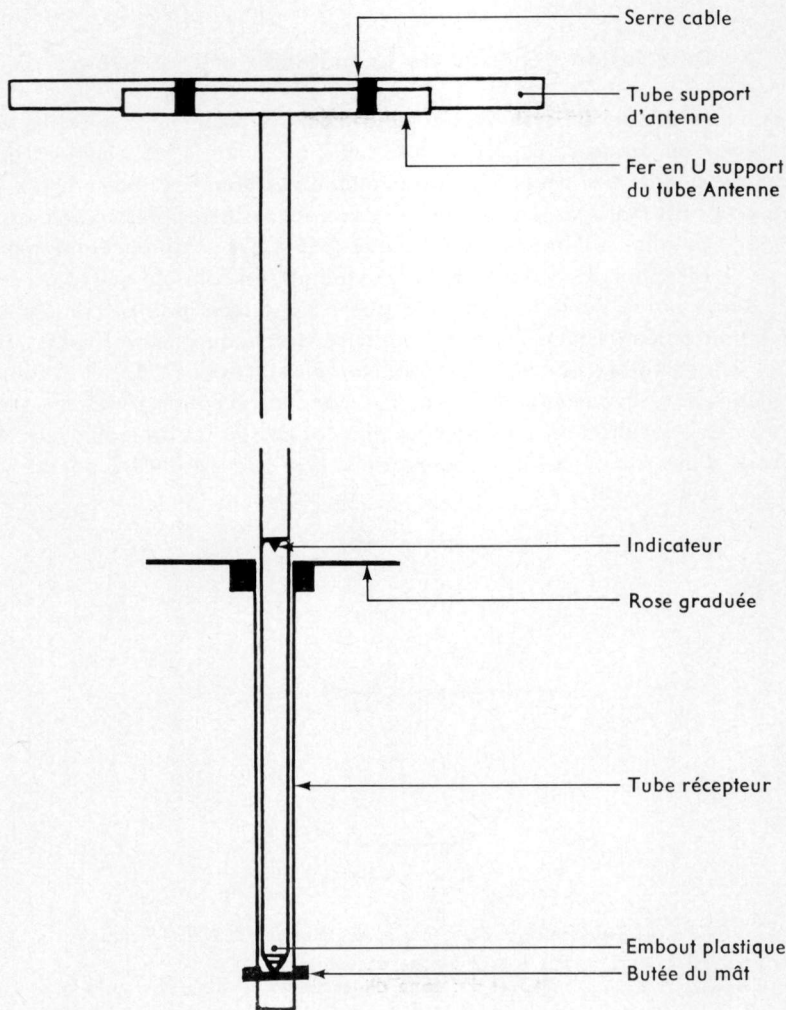


FIG. 4. — Dispositif support antenne-table de lecture.

b) *Camion.*

Nous avons installé dans le camion un dispositif semblable à celui des miradors, soit un mât support d'antenne s'emboîtant dans un tube récepteur surmonté d'une rose. Le mât passe au travers du toit du véhicule. L'antenne se trouve ainsi placée à 4,50 m au-dessus du sol. Le plus gros problème posé par l'utilisation d'un véhicule est sa localisation précise sur une carte si on veut s'en servir comme point de réception au même titre qu'un mirador. Contrairement aux miradors, où le « calage » de la rose est faite une fois pour toutes, dans le camion toutes les mesures sont faites en référence à des émetteurs fixes disposés sur le terrain. Si l'on tient à faire un calage en gisement du véhicule se reporter à la note de Hutton *et al.* (1976).

Description générale de la méthode et restriction

Nous avons adopté un système de radio-tracking basé sur l'utilisation de deux tours de réception espacées de 800 m à l'image de Slade (1965), Heezen et Tester (1967) mais sans relevé ni traitement automatique des données. Notre choix s'est vu conforté par les résultats des travaux menés avec des systèmes plus complexes à trois ou cinq tours. En effet si l'on se réfère à Slade (1965) qui a comparé une méthode à trois points de réception à une méthode à deux points, on constate que la précision du repérage d'une balise radio n'augmente guère avec trois points, compte tenu de l'augmentation potentielle de l'erreur angulaire de chaque relevé. Cette idée s'est également vue confortée par les études de Heezen et Tester (1967) et Tester (1971). Si par ailleurs nous avons équipé un camion pour la réception c'est essentiellement pour obtenir une localisation plus précise dans les cas où les animaux se trouvaient dans la zone d'incertitude des deux tours, ainsi que cela est illustré par la figure 5.

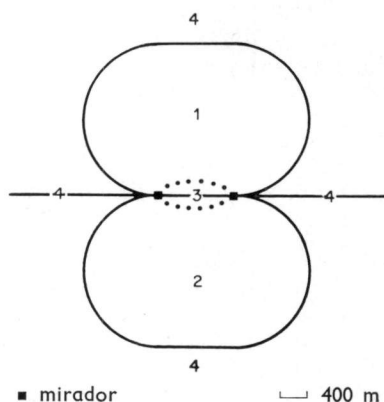


FIG. 5. — Représentation des zones où les mesures sont considérées

1 et 2 : zone acceptable
3 et 4 : zone d'incertitude

Pour réduire le nombre de cas où le point de réception mobile est nécessaire, on doit s'efforcer d'installer les tours de telle façon que le domaine des animaux étudiés soit d'un côté ou de l'autre de la zone d'incertitude (n° 3). Ceci entraîne une étude préliminaire du domaine des animaux étudiés, étude qui peut être effectuée entièrement avec des véhicules équipés.

Le choix précis de l'implantation des miradors supportant le système de réception est, de plus, soumis à plusieurs restrictions, inhérentes à la topographie de la zone d'étude, à la structure du milieu végétal et à diverses causes que nous allons essayer d'analyser.

La première source d'erreur possible est l'imprécision de la localisation sur la carte des installations de réception. Les cartes adaptées à nos besoins et qui permettent un dépouillement et une localisation précise sont les stéréominutes de l'IGN au 1/10 000. Les difficultés de propagation provenant de la topographie conduisent à accepter deux contraintes :

1) choisir pour l'implantation des antennes les points hauts du lieu d'étude ;

2) parmi ces points hauts essayer de sélectionner des points de même altitude.

En théorie ces points peuvent être trouvés aisément si n'entrent pas en ligne de compte certaines restrictions liées au milieu végétal. Il faut en effet installer les tours dans des endroits dégagés. Un système de réception ou un mirador installés en lisière subissent l'effet de réflexions importantes, imprévisibles et très difficiles à « cartographier ». A la limite, mieux vaudrait se placer directement à l'intérieur du peuplement loin de la lisière. Le lieu dégagé idéal doit avoir une surface de 10 à 20 ha au centre desquels on place le mirador. La solution de secours est parfois de sortir hors forêt et de trouver un point « dominant » dans la campagne environnante. Même si le problème de réflexions est résolu il ne faut pas oublier que le signal radio s'atténue en fonction de la densité du couvert végétal. C'est ainsi que nous aurons des signaux plus faibles dès lors que les arbres auront des feuilles, que l'herbe sera plus haute ou le peuplement plus dense. En hiver l'absence de feuilles, le tapis herbacé couché, permettent d'avoir des signaux plus puissants et plus stables (Slade *et al.*, 1965). A noter également qu'il peut se produire des réflexions sur les feuilles des arbres de haute futaie lorsqu'elles forment un dôme compact en saison de végétation (Ellis, 1964). Ce problème n'est toutefois pas très gênant pour des observateurs ayant l'habitude du travail dans ces conditions (Tester, 1971). Une autre contrainte importante lors de l'implantation des tours est apportée par la présence d'une ligne électrique qui provoque des interférences si elle se situe entre la source de l'émission et la station de réception, ou si elle est trop près de la station de réception (Slade, 1965).

Dès que le choix du lieu d'implantation du système de réception est arrêté, on se heurte à d'autres problèmes. Il y a en premier lieu la possibilité de défauts mécaniques : par exemple la torsion des mâts d'antenne, ou bien le mauvais calage de l'aiguille indicatrice par rapport au mât, ou enfin un mauvais calage de la rose. Il est donc important de soigner particulièrement toutes les phases du montage. Nous reviendrons ultérieurement sur le choix des matériaux. Se posent ensuite les problèmes d'imprécision des lectures angulaires, soit par la faute de l'observateur (erreurs de lecture) soit du fait des conditions expérimentales. L'erreur minimale, compte tenu des performances de meilleures antennes, est estimée à $\pm 0,3^\circ$ par Cochran *et al.* (1965), si les conditions sont parfaites, et $\pm 0,5^\circ$ si le signal est bon mais par temps plus ou moins venté (et en lecture automatique). Pour nous, nous estimons ces erreurs à $\pm 1^\circ$ pour un observateur moyen travaillant sur le signal « null ». Une autre source d'erreur réside dans la mauvaise synchronisation des relevés. En effet, si les relevés sont manuels, comme dans notre cas, il est primordial que les observateurs réalisent leurs mesures au même instant sur un même animal. Pour ce faire on doit assurer soit une bonne synchronisation des montres des observateurs soit une liaison radio entre les observateurs. Dans le premier cas, il faut évidemment que les tops soient fixes pour chaque relevé de chaque animal équipé : or ces tops sont souvent difficiles à respecter (la recherche du « null » peut prendre quelques secondes à l'une des tours et plusieurs minutes à l'autre). Des progrès importants sont donc encore à réaliser en ce domaine. Autre problème sérieux : la météo. Il devient pratiquement impossible, par vent supérieur à force 4 Beaufort, d'effectuer un pointage avec précision. En second lieu les orages provoquent des perturbations sonores et des réflexions comme d'ailleurs le brouillard givrant ou dense et les chutes de neige. Certains auteurs affirment même que des brusques changements de température

entraînent des perturbations. Sauf ce dernier point, nous avons largement subi les contraintes météorologiques, ce qui nous a obligé à « annuler » certains relevés. Enfin divers auteurs ont mentionné les perturbations causées par la proximité d'immeubles, de citernes d'eau ou de réservoirs de pétrole (Vert, 1963).

Compte tenu de l'ensemble des restrictions énoncées ci-dessus, nous avons largement développé les essais et les simulations au moyen d'émetteurs fixes sur l'ensemble de la zone d'étude et à des périodes différentes de l'année (pour tenir compte de l'évolution de la végétation). Ces simulations permettent de préciser les zones de réflexions et les zones d'ombre. On peut pratiquer ces simulations soit en vérifiant l'azimut relevé pour un émetteur qu'un expérimenteur déplace sur un cercle à une certaine distance de la tour, soit en recherchant à l'aide des deux tours la position d'une série d'émetteurs placés dans des positions connues. En choisissant pour ces émetteurs de référence des positions cruciales, (creux très prononcés, fourrés très denses, proximité de bâtiments, etc...) on arrive peu à peu à cartographier les zones de bonne et mauvaise réception à partir des antennes fixes, et les zones où l'émission se propage mal quelque soit la position de l'antenne. Ces expériences nous ont conduits à disposer des émetteurs de références, dans des lieux caractéristiques, lors de chaque relevé. Ceci nous a permis d'une part de vérifier les perturbations imprévisibles (météo) et d'autre part de caler les azimuts relevés à partir de la station mobile (camion).

Déroulement des séances de radio-tracking et protocole d'expérimentation

Notre but tout au long de cette expérience fut de mettre au point une technique légère, pouvant être employée par deux ou quatre personnes, d'en connaître les limites et le degré de précision ainsi que de nous entraîner au maniement du matériel, de le tester, et de mettre au point des protocoles d'expérimentation.

TABLEAU 2
Déroulement des séances de radio-tracking

Date	Nbre de points de réception	Nbre observateurs	Fréquence de repérage par animal	Nbre animaux	Durée totale de la séance	Nbre d'émetteurs fixes
15-16-2-77 ...	2-3	2-3	1 h Disc	5	24 heures	2
21-22-2-77 ...	2-3	4	1 h Disc	5	24 —	2
14-15-3-77 ...	2	4	20 mn	4	24 —	2
28-29-3-77 ...	2	4	20 mn	4	24 —	3
18-19-4-77 ...	2	4	20 mn	4	24 —	3
16-17-5-77 ...	2	4	10 mn	4	24 —	3
13-14-6-77 ...	2	4	2 mn	4	24 —	3
			à 1 h Disc			
22-23-8-77 ...	2	4	15 mn	4	24 —	3
12-13-9-77 ...	2	4	15 mn	4	24 —	—
17-18-10-77 ..	3	4	15 mn	4	24 —	3
22-23-11-77 ..	3	6	15 mn	4	24 —	3
14-15-12-77 ..	2	4	15 mn	4	24 —	3
08-01-78	1	1 observateur mobile		2	2 —	—
23-01-78	1	1 observateur mobile		2	2 —	—
10-02-78	2	2	15 mn	2	12 —	3

Depuis le 15 février 1977 date à laquelle nous avons capturé puis relâché sur place cinq chevreuils après leur avoir posé un collier émetteur nous les avons suivis sur le terrain par radio-tracking en quinze occasions distinctes. Dans le tableau 2, sont exposées les différentes procédures mises en œuvre.

Les différentes procédures utilisées ont été commandées en premier lieu par les capacités physiques des observateurs, par les résultats acquis et le matériel ensuite.

Il y a deux facteurs limitants liés aux capacités physiques :

— La durée d'attention possible de l'observateur sachant qu'en permanence il doit réagir à la fois à des signaux auditifs, les « bips » qu'il faut parfois « pêcher » dans le bruit de fond, et à des signaux visuels qui sont les variations de l'aiguille du milliampèremètre, permettant la détermination précise de la position « null » ou « peak ».

— La durée nécessaire de repos et de sommeil quand le travail s'effectue sur 24 h successives.

Pour satisfaire ces deux exigences nous avons adopté des relevés espacés de 15 mn, étalés, pour un observateur, sur 4 h. Chaque cycle de 4 h est séparé du suivant par un repos de 4 h. En 24 h, chaque observateur « couvre » 12 h. Ce système permet à quatre personnes d'assurer le cycle de 24 h complet si on utilise deux points de réception (il faut six personnes si on utilise trois points de réception).

Ces résultats ont montré que les différents rythmes utilisés n'ont de valeur qu'en fonction d'objectifs précis : en fait tout dépend du nombre moyen de localisations que l'on désire, sachant que la masse des données peut aller de une journée à 1 an ou plus. Nous avons en outre remarqué en comparant les précisions obtenues quand on utilisait deux ou trois points de réception, qu'il n'y avait pas de justification réelle à l'emploi de deux personnes, supplémentaires, mais qu'un observateur mobile, alerté par radio si nécessaire, pouvait s'avérer utile dans le cas où des animaux se situaient dans les zones d'incertitude des miradors.

Pour ce qui est du matériel, le problème majeur est celui de l'énergie dont on doit disposer pour pouvoir alimenter en 12 V le récepteur, les appareils de radio servant à la liaison phonique entre les observateurs de façon permanente et l'éclairage la nuit. Ce problème peut être résolu par l'emploi de batteries suffisamment puissantes (20 à 40 ampères-heures). Un autre problème important est celui de protéger très efficacement le matériel de réception contre la pluie !

Dans l'établissement d'un protocole d'expérimentation futur il faudra toujours tenir compte des divers types de problèmes que nous venons d'exposer : il sont parfois (pour certains, et toujours pour d'autres !) des facteurs limitants...

Dépouillement des données de terrain

Les gisements relevés sur le terrain sont tout d'abord corrigés, si besoin est, en fonction des gisements des émetteurs fixes et des perturbations observées au cours du cycle de 24 h. Ensuite l'intersection des gisements représentant la localisation de l'animal est réalisée à l'aide de deux ou trois fils pivotant sur les aiguilles qui matérialisent sur la carte les points de réception. Pour les points de réception fixes, une rose de 360° ayant pour centre l'aiguille a été tracée sur la carte IGN 10 000e, cette rose est

orientée au nord magnétique. Pour le point de réception mobile constitué par le camion, nous commençons par repérer exactement sa position sur la carte puis une aiguille matérialise ce point et sert de base à un rapporteur dont le calage est réalisé en fonction des gisements des émetteurs fixes. Un fil partant de l'aiguille vient compléter le système. Les points d'intersection sont reportés sur une carte pour chaque animal et pour chaque cycle de 24 h. Un quadrillage ayant une maille de 100 m de côté a été dessiné au préalable (fig. 6).

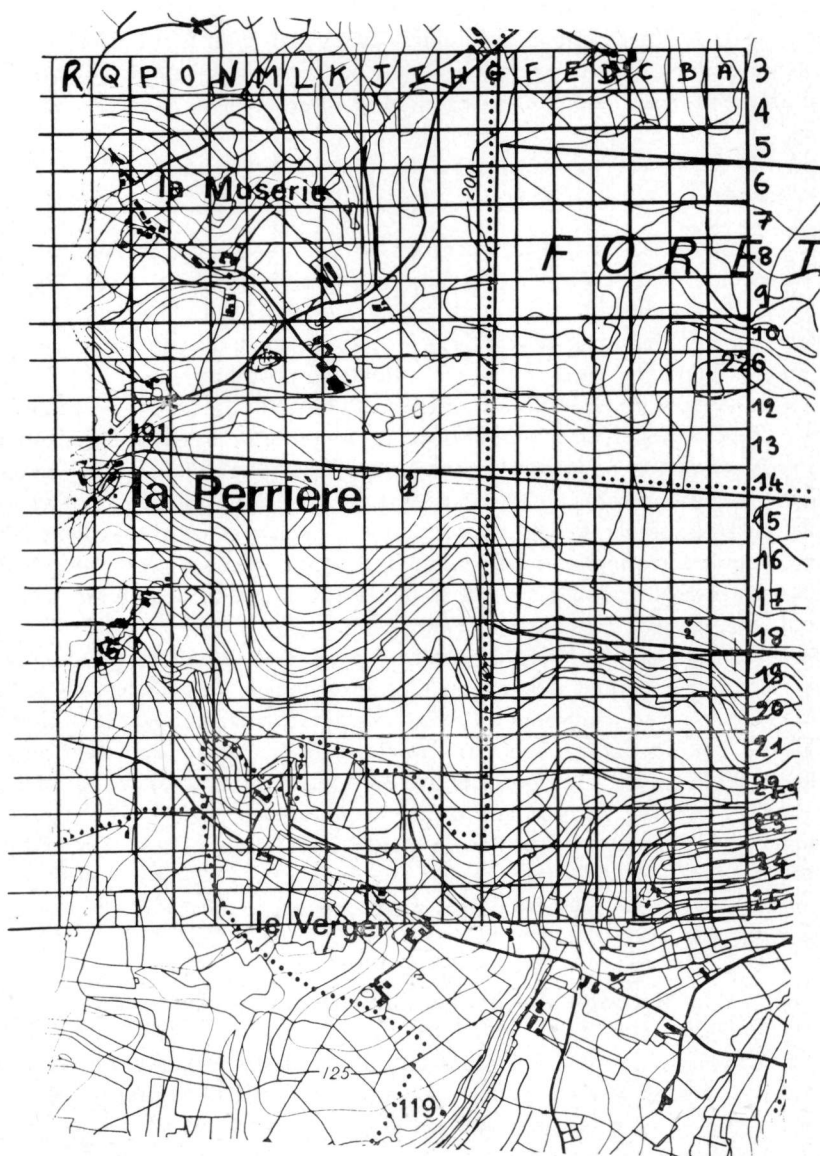


FIG. 6. — Sur fond de carte IGN 10 000^e quadrillage de 100 × 100 m pour le dépouillement.
Emplacement des miradors : 1 en I 14 et 2 en B 18.

Pour chaque période de 24 h nous avons donc sur une carte tous les points de localisation (numérotés) d'un animal. Pour chaque point une fiche descriptive est ensuite réalisée : — identification de l'animal, localisation sur le quadrillage, heure, minute, mois, type de milieu etc... Le fichier ainsi constitué peut être traité directement sur ordinateur. Ce dernier point s'est révélé très vite indispensable vu le grand nombre de localisations obtenues : en une année plus de mille localisations ont ainsi été fichées, malgré le rythme très irrégulier des séances de tracking.

Bilan technique et méthodologique

Nous n'aborderons pas ici les résultats biologiques qui font partie d'un autre article mais seulement les résultats techniques et méthodologiques :

Fréquences d'émission

La fréquence utilisée, soit 148 à 149 MHz, s'est révélée satisfaisante quoique la théorie suggère d'utiliser une fréquence plus basse pour une meilleure propagation en forêt.

Durée utile de fonctionnement

L'une des premières constatations intéressantes réside dans le fait que les émetteurs ont en majorité continué d'émettre aussi longtemps que prévu et même, pour certains, plus longtemps. Le collier émetteur témoin qui a fonctionné 206 jours seulement était alimenté avec une pile stockée depuis 6 mois au laboratoire ainsi que le collier n° 1, ceci explique peut-être ces arrêts prématurés car pour le collier témoin aucune altération du système n'a pu être décelée. Dans le cas de l'émetteur n° 1 nous ne connaissons la raison de son arrêt que lorsque nous le récupérerons.

Solidité des annexes

Comme nous l'avons déjà dit les blocs émetteurs n'ont pas été altérés mais il serait bon à l'avenir de mettre des colliers de cuir plus résistants ou des sangles. Le problème des antennes cassées sera résolu par l'emploi d'antennes sous gaines plastiques puisque leur rupture est due à une oxydation. Notons tout de même que malgré une rupture de l'antenne à 5 cm de l'émetteur le signal était capté à une distance supérieure à 800 m.

Réception

En ce qui concerne les récepteurs rappelons qu'ils se sont révélés d'un emploi facile mais que leur utilisation sur le terrain de façon prolongée oblige à les protéger efficacement contre l'humidité. Après plus d'une année sur le terrain les antennes réceptrices se sont révélées très solides : aucune torsion, pas d'oxydation, seulement une légère difficulté à dévisser les câbles coaxiaux restés en fixe sur l'antenne. D'autre part leur directivité est satisfaisante. A l'avenir les seules modifications que nous envisageons à ce système porteront sur le support et le mât d'antenne ainsi que sur l'aiguille indicatrice d'angle comme nous l'avons expliqué précédemment. Ceci s'appliquera également aux véhicules que nous équiperons.

Conclusion

La méthodologie et les dispositifs techniques employés pour cette expérience peuvent donc être considérés comme satisfaisants. Pour l'écologiste il convient maintenant d'employer cet outil à des objectifs précis, car il est impossible avec des moyens « normaux » d'assurer une veille permanente avec ce système. Sinon il faut aller vers l'automatisation des relevés ce qui n'était pas notre propos. C'est donc bien un problème d'objectifs et de validité des sondages ainsi réalisés qu'il conviendra de se poser au départ d'une opération. Grâce à la mobilité des systèmes de réception, à leur légèreté, à l'emploi des stations mobiles, l'utilisation d'un matériel de radio-tracking simple comme celui-ci est appelé à se développer considérablement. Si nous avons ainsi pu aider d'autres utilisateurs, cet article aura rempli son but.

Reçu pour publication en mars 1979.

Summary

The radio-tracking in forest, experiments carried on roe-deer (Capreolus capreolus)

Radio-tracking, that is remote localization of animals or objects carrying a radio transmitter, appears now as an essential tool for the ecologist and ethologist regarding the amount and quality of the informations it gives. But if its use is easy in an open environment (plain), it becomes more difficult in forests or mountains. In the United States already, a good deal of research workers have tried to work out systems available for forests but they proved to be either very satisfactory but very heavy to handle (automatic devices) or very light but very inaccurate too. In this study we tried to find a compromise between this expensive heavy equipment and the very light methods. We chose as basis the works of foreign research workers carried out under more or less comparable conditions (Ingliš J. M. et al., 1968 ; Heezen K. and Tester J. R., 1967 ; etc...)

Références bibliographiques

- BRAY O. E., JOHNSON R. E., KOLZ A. L., 1975. A Removable car-top antenna system for radio-tracking birds. *Bird-Banding*, **46**, 15-18.
- COCHRAN W. W., WARNER D. W., TESTER J. R., KUECHLE V. A., 1965. Automatic radio-tracking system for monitoring animal movements. *Bio Sciences*, **15**, 98-100.
- HALLBERG D. L., JANZA F. J., TRAPP G. R., 1974. A vehicule-mounted directional antenna system for Bio telemetry Monitoring. *Calif. Fish Game*, **60**, 172-177.
- HEEZEN K. L., TESTER J. R., 1967. Evaluation of radio-tracking by Triangulation with special reference to deer movements. *J. wild. Manag.*, **31**, 124-141.
- HUTTON T. A., HATFIELD R. E., WATT C. 1976. A method for orienting a mobile radio-tracking unit. *J. Wildl. Manage*, **40**, 192-193.
- INGLIS J. M., SITTLE O. D., KIRBY J. B., 1968. A fixed station radio-tracking system. *South western naturalist*, **13**, 433-443.
- JACKSON R. M., WHITE M., KNOWLTON F. F. 1972. Activity Patterns of young white-tailed deer Fawns in South Texas. *Ecology*, **53**,
- SLADE N. A., CEBULA J. J., ROBEL R. J., 1965. Accuracy and reliability of bio telemetry instruments used in animal movement studies in prairie grass Lands of Kansas. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, **68**, 173-179.
- SOKOLOV V. E., DANILKIN A. A., ZIMAKOV N. D., STEPANOV A. V., YAKOVENKO A. F. 1977. Radio-tracking of a male *Capreolus capreolus pygargus* on South Ural. *Rev. Zool. Moscou*, **56**, 651-653.
- TESTER J. R., 1971. Interpretation of Ecological and behavioral data on wild animal obtained by telemetry with special reference to errors and uncertainties. In *symposium on bio telemetry*, Pretoria, South Africa, 383-408.
- VERTS B. J., 1963. Equipment and techniques for radio-tracking striped skunks. *J. Wildl. Manage*, **27**, 325-339.
- ZIMMERMANN F., GERARD M., CHARLES-DOMINIQUE P., 1976. Le radio-tracking des Vertébrés : conseils et techniques d'utilisation. *La terre et la vie*, **30**, 309-343.

Note sur la répartition et le rythme d'activité du chevreuil (*Capreolus capreolus*) en forêt ouverte

J. P. VINCENT, G. JANEAU, J. P. QUERE et F. SPITZ

Laboratoire de la Faune Sauvage et de Cynégétique
Centre national de recherches zootechniques, I.N.R.A.,
78350 Jouy en Josas

Résumé

Cette note présente quelques résultats d'une étude du chevreuil en forêt ouverte (Bellême, Orne).

La méthode utilisée est l'observation directe par circuits (diurnes et nocturnes) et affûts.

La répartition des animaux sur le terrain n'est pas régulière. Il existe des « zones vides » et d'autres où les chevreuils sont plus ou moins nombreux. Leur présence semble liée aux faibles densités de grands arbres sans sous-étage (milieux riches en nourriture), mais également aux fortes densités de la strate arbustive si les grands arbres sont absents (milieux offrant un bon couvert).

L'activité du chevreuil est polyphasique et présente un maximum crépusculaire important. Son amplitude est variable au cours du temps et en liaison avec la disponibilité en nourriture et les phénomènes sociaux.

Le domaine diurne de quelques animaux a pu être déterminé grâce à l'observation d'individus marqués. La surface varie de 20 à 50 ha et ces domaines sont situés dans une zone où l'on trouve la juxtaposition de parcelles très ouvertes (coupes secondaires) et de parcelles du type fourré ou gaulis.

I. — Introduction

Le chevreuil est actuellement en passe de devenir une espèce grand gibier importante en France. Ses effectifs sont en augmentation constante depuis le début du siècle (deux cent cinquante à trois cent mille selon les statistiques récentes de l'O.N.C.), et quoique l'espèce pose rarement des problèmes de dégâts en forêt ou cultures, le gestionnaire doit pouvoir concilier les exigences de la chasse et de la bonne conduite d'une forêt de production. La mise en place d'un plan de chasse est un premier pas vers une solution positive consistant à trouver un équilibre Forêt-Gibier. Mais la plupart du temps les éléments objectifs nécessaires à l'établissement des plans de chasse font défaut. Cela justifie les recherches entreprises par des organismes tels que l'I.N.R.A. pour tenter de compléter et de préciser les données biologiques indispensables à la bonne gestion d'une population.

Cet article constitue une note préliminaire présentant les premiers résultats des travaux entrepris à l'I.N.R.A. sur le Grand Gibier. Ces recherches se distinguent de celles effectuées jusqu'à présent en France par le fait qu'elles ont pour cadre une forêt

ouverte et non un enclos. On s'adresse donc à des populations « naturelles » qui n'ont pas de contrainte dans leurs déplacements. Des points de vue climatique et forestier (structure des peuplements et type de traitement sylvicole) on a affaire à des milieux différents de ceux où des études comparables sont menées à l'étranger (Strandgaard, 1972 ; Dzieciolowski, 1976 ; Prior, 1968). Les résultats exposés ici concernent la répartition sur le terrain, l'activité et le domaine vital des animaux.

Le lieu d'étude choisi est la forêt domaniale de Bellême (Orne). D'une superficie de 2 396 ha, le massif est compris entre 170 et 250 m d'altitude et renferme de beaux peuplements de chênes sur argiles à silex (tertiaire : turonien, sénonien) pour 1 700 ha. Le reste de la surface est occupé par les sables du Perche (secondaire : cénomanien) portant des peuplements de chênes moins bons et de résineux. Le climat est doux et humide.

La population de chevreuils de cette forêt est soumise chaque année à une pression de chasse réglée par un plan fixant le prélèvement à environ quarante animaux pour la saison. Il n'y a pas de plan de tir.

II. — Techniques d'étude employées sur le terrain

Les données actuellement recueillies mettent en œuvre trois méthodes : le marquage d'animaux, les circuits d'observation et les affûts. Nous développons actuellement la mise au point d'une technique utilisant le radio-tracking, dont les résultats seront publiés ultérieurement.

Le marquage

Après capture au filet selon les techniques traditionnelles, les chevreuils sont marqués individuellement au moyen de colliers de cuir (Strangard, 1972). Ces derniers portent des marques de reconnaissance peintes sur des plaques de métal et permettent l'identification de l'animal à distance moyenne à l'œil nu, ou à la jumelle. Le marquage est complété par la pose d'un bouton d'oreille numéroté. Ces différentes marques sont très bien tolérées par les animaux dont le comportement n'est pas modifié. Après pesée et sexage les animaux sont relâchés sur les lieux de capture.

Les circuits

Les différents secteurs de la forêt sont couverts par un certain nombre d'itinéraires repérés sur la carte, passant par les routes, les layons ou au travers des parcelles, et parcourus à différentes heures. D'une longueur allant jusqu'à 5 km, ils sont couverts, en moyenne, en 3 h. Pendant ces parcours on note les contacts avec les chevreuils. Il s'agit :

- soit de contact auditif (bruit de fuite ou aboiement),
- soit de contact visuel. L'observation de nuit est faite à la faveur de la lune, d'une lampe à longue portée ou d'un amplificateur de brillance. Dans tous les cas possibles, on dénombre les animaux observés.

Un pointage sur une carte à grande échelle accompagne ces observations. C'est essentiellement avant la pousse des feuilles que cette méthode est utilisable. Par la suite, la visibilité sous bois est trop faible pour réaliser des circuits d'observation dans de bonnes conditions d'efficacité.

Les affûts

Ils complètent la méthode précédente et la remplacent en période de végétation. Il s'agit de stations fixes sur miradors (5 m de haut) ou tout autre promontoire pourvu qu'il soit placé dans une zone bien dégagée.

La durée de l'observation varie de 1 à 3 h. Elle se poursuit après la tombée de la nuit en utilisant l'amplificateur de brillance ou une lampe à longue portée.

Nous avons standardisé la notation des observations pour des recherches sur le recensement des individus. On trouvera les éléments de discussion de cette méthode dans une communication faite au XIII^e congrès des biologistes du gibier à Atlanta (Spitz, 1977).

III. — Résultats

a) Répartition des animaux sur le terrain

Le groupement des circuits effectués au cours de l'hiver 76 (janvier à mars) a permis de tracer la carte de la figure 1 où sont pointés les contacts obtenus avec les

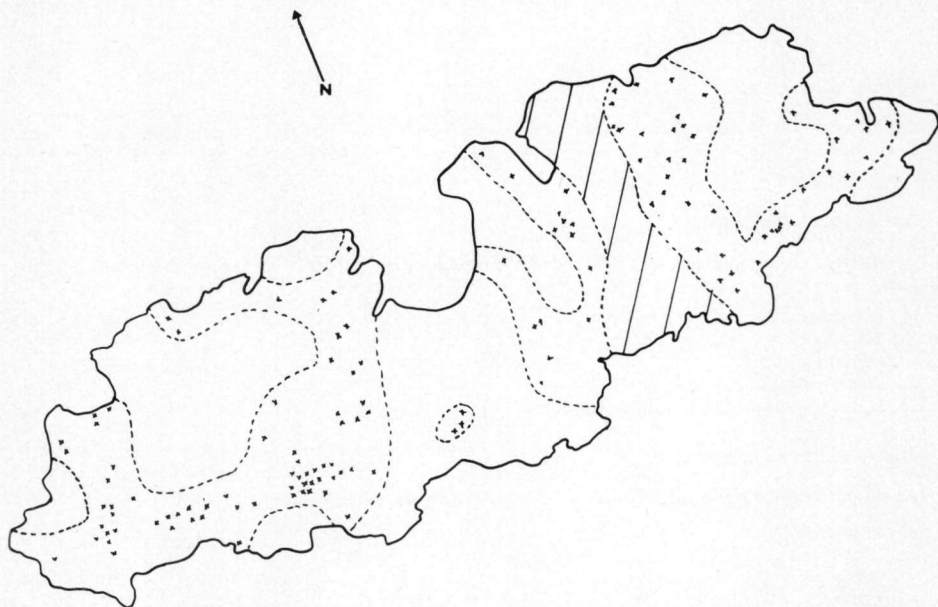


FIG. 1. — Localisation des zones à contacts avec les chevreuils dans la forêt domaniale de Bellême. x contact, — limite de la forêt domaniale, --- limite des zones. La zone hachurée correspond à un secteur sans observations.

Localization of deer contact zones in the Belleme State Forest. x contact. — State Forest boundary. --- zone boundaries. No observations were made in the hatched area.

chevreuils. On peut ainsi distinguer des zones de deux types : les unes, où jamais aucun contact n'a été établi avec les chevreuils, les autres où les contacts sont en nombre varié. Compte tenu de la précision recherchée nous nous sommes arrêtés à cette représentation en tout ou rien sans définir de classes d'abondance dans les zones de présence.

Afin de déterminer les caractères susceptibles d'expliquer cette variation dans la répartition des animaux, nous avons utilisé une analyse mathématique multidimensionnelle (Benzecri *et al.*, 1973).

L'unité d'observation est la parcelle. En forêt de Bellême, les parcelles ont une surface moyenne de 13 ha. Chacune présente une bonne homogénéité du point de vue structure et stade de traitement sylvicole. Seules sont prises en considération les parcelles longées ou traversées au moins une fois lors des circuits.

Chaque observation est définie par une série de descripteurs du sol, de la végétation et du type de peuplement forestier. Un descripteur correspond soit à la présence (valeur 1) ou à l'absence (valeur 0) d'un certain élément dans la parcelle, soit à l'appartenance (valeur 1) ou à la non-appartenance (valeur 0) de cette parcelle à un certain type descriptif. Les différents descripteurs concernent les éléments suivants :

1) *Géologie.*

Les parcelles sont caractérisées par leur position sur la carte géologique qui figure dans Picard (1976). Les variables suivantes sont retenues :

- Argile à silex.
- Sable du Perche.
- Craie de Rouen.
- Sables ferrugineux (\$).
- Sables de saint Fulgent (\$).

2) *Type phytosociologique.*

De la même façon que précédemment, on fait référence à la carte des stations donnée par Picard (1976) qui définit six types de groupements phytosociologiques en forêt de Bellême : P1, P2, P3, P4, P5, P6 (\$).

3) *Type de végétation herbacée.*

Sont prises en considération la présence en abondance ou l'absence de certaines plantes caractéristiques.

- Fougères.
- Bruyères.
- Myrtilles (\$).
- Semis de feuillus (\$).
- Semis de résineux ou jeunes plantations (\$).

4) *Caractérisation du sous-étage.*

A) Appartenance de la parcelle à l'un des types suivant de sous-étage :

- Abondant.
- Clair.
- Moyen.
- Absent.

B) Abondance du Houx :

- Abondant.
- Moyen.
- Clair.
- Absent.

5) *Caractérisation de la strate dominante.*

Pour cette classification nous avons fait référence au cahier d'aménagement de la forêt.

A) Dans le cas des successions en forêt de feuillus :

a) Appartenance de la parcelle à l'une des strates suivantes :

- Fourré.
- Gaulis (\$).
- Perchis.
- Jeune fûtaie.
- Fûtaie agée.
- Coupe secondaire.

b) Nature de l'essence dominante :

- Chêne.
- Hêtre.
- Feuillus divers.
- Sapin.
- Douglas.
- Pin sylvestre.
- Sapin pectiné (\$).
- Epicéa (\$).
- Résineux en mélange (\$).

B) Dans le cas de plantations de conifères :

- Fourrés de résineux.
- Résineux < 30 ans.
- Résineux > 30 ans.

Les variables suivies du symbole (\$) sont utilisées comme variables supplémentaires lors de l'analyse. Au total cette dernière prend en compte quarante-deux variables dont dix supplémentaires, et cent soixante-dix observations.

Nous avons interprété le plan des deux premiers facteurs qui rend compte de 25 p. 100 de la variabilité totale du nuage de points (respectivement 14 et 11 p. 100).

La répartition des variables le long du facteur I indique une évolution des groupes phytosociologiques, depuis la végétation des podzols jusqu'à celle des sols bruns lessivés.

Le facteur II fait la séparation entre les milieux où la densité des grands arbres de futaie (hauteur supérieure à 30 m) est faible ou nulle (gaulis et perchis) et ceux où cette densité est la plus forte (vieille futaie avant la coupe d'ensemencement). Le stade intermédiaire représenté par la variable « coupes secondaires » est défini par un milieu où le sous-étage est absent et la densité de grands arbres moyenne à faible.

La relation à la présence du chevreuil a été examinée en matérialisant sur le graphique :

- d'une part l'ensemble des « points observation » caractérisés par la présence du chevreuil ;
- d'autre part l'ensemble des « points observation » caractérisés par l'absence du chevreuil.

Un quadrillage du plan a été ensuite réalisé. Pour chaque carreau, on dénombre le total des « points observation » qui y figurent et on calcule le pourcentage de ceux correspondant à la présence du Chevreuil. On dispose ainsi d'une image objective de l'évolution d'une sorte d'indice de présence du chevreuil en fonction des deux facteurs étudiés.

Sur un graphique d'A.F.C. on ne doit pas comparer les positions précises des « points observation » et des « points variables ». Ici nous nous contentons de placer les zones de « présence préférentielle », définies ci-dessus, sur les axes d'évolution du milieu que nous avons tiré de l'interprétation du graphique des variables.

Les « points observation » caractéristiques de la présence du chevreuil se regroupent comme l'indique le diagramme de la figure 2. On y trouve deux ensembles A et B situés respectivement dans les quadrants I et II.

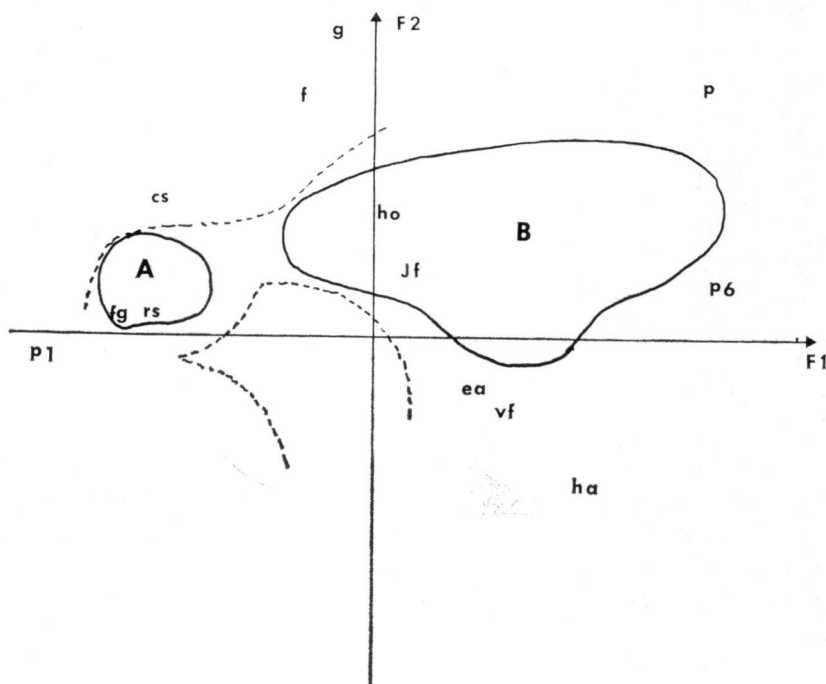


FIG. 2. — Diagramme représentant le groupement des points caractéristiques de la présence du chevreuil. F1 = facteur I, F2 = facteur II, CS = coupes secondaires, ea = sous étage abondant, f = fourrés, fg = fougères, g = gaulis, ha = houx abondants, ho = houx absents, Jf = jeune futaie, p = perchis, P1 = podzols, P6 = sols bruns lessivés, vf = vieille futaie.

Diagram of the grouping of points showing presence of deer. F1 = factor 1, F2 = factor II, CS = secondary felling, ea = abundant understory, f = thicket, fg = ferns, g = young polestand, ha = abundant holly, ho = no holly, Jf = young forest, p = polestand, Pr = podzols, P6 = leached brown soil, vf = old forest.

L'ensemble A est lié à la présence de résineux (essence et âge divers) et de fougères même dans des sols peu favorables.

L'ensemble B, le plus important, est lié à la présence de sols podzoliques et de milieux où la densité des grands arbres de futaie mûre est faible. On note en second lieu la présence proche des variables « Perchis », « Gaulis » et « Fourré » caractérisant un milieu à strate arbustive dense. L'influence de ce type de milieu se retrouve par l'extension de l'ensemble B vers le quadrant III où sont situées les variables « sous-étage abondant » et « moyen ». Mais cette extension se trouve limitée par la présence de grands arbres à forte densité. (Futaies âgées à sous-étage bien constitué.)

La présence du chevreuil serait donc liée en priorité aux faibles densités de grands arbres, sans sous-étage, milieu ouvert où la strate herbacée et les ronces peuvent se développer et fournir une nourriture abondante. Une strate arbustive dense mais sans grands arbres (perchis, gaulis, fourrés) présente également un caractère favorable par le couvert qu'elle apporte. La liaison avec les zones à fougères et à très jeunes résineux s'explique alors aisément. Sur le terrain, cette juxtaposition des deux types favorables de milieu se retrouve. En effet certaines parcelles à l'état de fourrés ou gaulis voisinent avec d'autres au stade des troisième et quatrième coupes secondaires.

b) Rythme d'activité

Pour quantifier ces données nous avons calculé un indice représentant le nombre de contact horaire :

$$I = \frac{\text{Nombre de contacts lors d'un circuit}}{\text{Nombre d'unité de temps}} \cdot$$

Ici, l'unité de temps est la tranche de 1 h.

Les observations effectuées au cours des circuits et des affûts concernent des animaux en activité : déplacements, recherche de nourriture et relations sociales essentiellement.

Seule la période hivernale couvre la totalité de la phase obscure du nyctémère. Aux autres saisons les circuits étaient effectués principalement au crépuscule ou à l'aube. La période comprise entre 11 et 13 h n'a fait l'objet que d'un nombre très limité de circuits ; aussi n'attacherons-nous qu'une valeur relative à l'indice obtenu dans cette tranche horaire.

1) Evolution générale de l'indice d'activité.

Entre 13 h et 09 h du matin, l'activité du chevreuil est polyphasique. Elle passe par trois maximums d'amplitude différente, dont deux sont liés au lever et au coucher du soleil ; le troisième se situe au milieu de la nuit vers 1 h du matin. C'est l'activité du soir qui apparaît la plus intense (diagramme d1, fig. 3).

2) Variations saisonnières de l'indice dans l'après-midi et définition d'une période d'activité maximale.

Nous pouvons étudier sur les diagrammes d1 à d4 de la figure 3 les variations de l'indice d'activité selon la saison pendant l'après-midi. On remarque d'emblée l'allure très différente des courbes tant au point de vue de leur évolution que des valeurs absolues atteintes par l'indice.

En hiver, l'indice présente un maximum crépusculaire qui fait suite à une augmentation relativement lente (diagramme d1). Au printemps on observe une évolution semblable quoique le niveau atteint en fin de diagramme ne représente peut-être pas le maximum réel. En été par contre, un minimum prononcé se dessine dans l'après-midi. Il est précédé par un maximum vers midi, et suivi par un autre après le coucher du soleil. Ce dernier est de forte amplitude (indice supérieur à quatre). Enfin, à l'automne c'est dans l'après-midi qu'un pic de moindre amplitude apparaît.

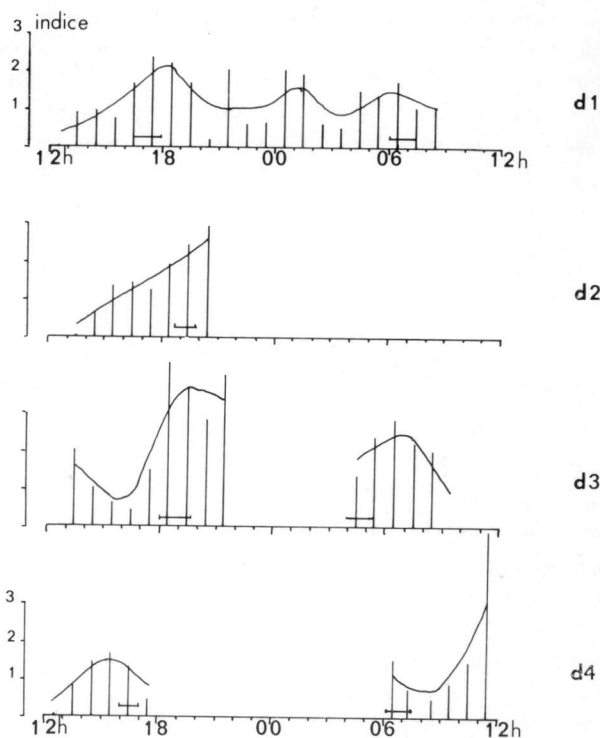


FIG. 3. — Diagramme de l'indice d'activité du chevreuil selon la saison. d1 = hiver, d2 = printemps, d3 = été, d4 = automne. L'heure est donnée en temps universel et les barres horizontales représentent l'intervalle de variation du lever et du coucher du soleil au cours de la saison.

Diagram of deer activity index according to season. d1 = winter, d2 = spring, d3 = summer, d4 = autumn. The time is given in universal time and the horizontal bars represent the variation interval of sunrise and sunset during the season.

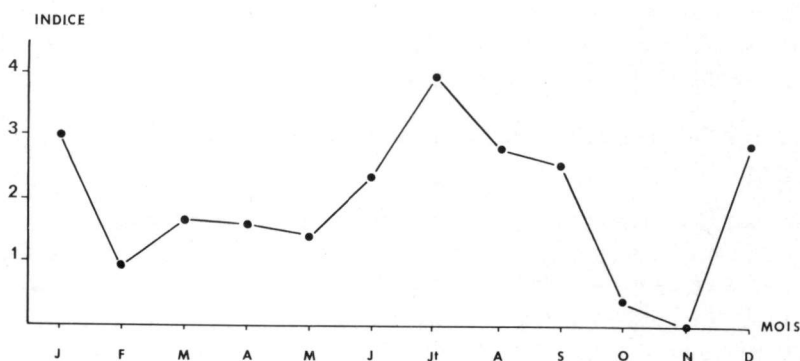


FIG. 4. — Indice d'activité moyen pendant une période couvrant les 2 h précédant et l'heure suivant le coucher du soleil

Mean activity value during a period from 2 hours before to one hour after sunset.

Nous noterons donc la constance d'un maximum de l'indice d'activité dans un intervalle de temps encadrant le coucher du soleil. Il est possible de préciser le phéno-

TABLEAU I

Valeur de l'indice d'activité en p. 100 du maximum observé sur une période de 3 h.
L'étoile représente l'heure du coucher du soleil. L'heure est donnée en temps universel (T.U.)

Activity index value (in p. 100) of maximum observed over a 3-hour period.
The asterik represents the time of sunset. The hour is given in universal time (T.U.).

	14	15	16	17	18	19	20	21H
J	7.64	7.64	* <u>100</u>					
F		45.70	89.90	* <u>100</u>				
M			60.00	<u>100</u>	*	0		
A				63.70	<u>100</u>	*	39.90	
M				23.50	32.90	* <u>100</u>		
J					61.90	81.30	*	<u>100</u>
J†					<u>100</u>	80.00	*	56.60
A				18.00	<u>100</u>	*	28.00	
S			<u>100</u>	87.00	*	34.80		
O		0	<u>100</u>	* 79.60				

mène en exprimant l'indice horaire en pourcentage de la valeur maximum observée sur une durée de 3 h (2 h avant à 1 h après le coucher du soleil) (tabl. 1). On remarque alors que cette valeur maximum est située de janvier à mai dans la tranche horaire où se place le coucher du soleil ; au mois de juin, elle se trouve dans la tranche qui suit ; à partir de juillet, elle passe dans la tranche horaire précédant le coucher du soleil, ou même, comme en septembre, 2 h avant.

3) Variation saisonnière de l'activité maximale

Nous avons étudié cette activité maximale en utilisant les observations faites à vue pendant la période de 3 h définie ci-dessus. Pour cela nous avons calculé un indice horaire moyen pour chaque mois. La courbe de la figure 4 présente les résultats de ce

calcul. Le maximum que l'on observe en juillet coïncide avec le rut et le minimum de mai pourrait correspondre aux mises bas. Les femelles se font alors plus discrètes et restreignent leurs déplacements. On peut avancer une autre hypothèse étayée par la différence d'abondance de nourriture entre le printemps et l'hiver : la richesse des ressources alimentaires au printemps induirait une diminution des déplacements liés à l'alimentation, et, par contre-coup, l'indice d'activité. Mais ceci peut-être contrebalancé par des phénomènes sociaux (défense du territoire, rut) qui provoque un regain d'activité, d'où le pic de juillet. Ajoutons que si le pic d'activité crépusculaire ne se place pas dans la période de jour, l'indice moyen mensuel que nous avons calculé n'a qu'une valeur très relative. C'est peut-être l'explication du « minimum » d'octobre-novembre.

Comme chez beaucoup d'animaux l'activité globale du chevreuil comporte, pour une bonne part, des activités de déplacement et d'alimentation. Celles-ci, dont l'intensité dépend de nombreux facteurs (entre autres la richesse alimentaire du milieu), subissent des oscillations d'origine interne (physiologique) dont le « calage » par rapport au temps s'effectue journellement sous l'effet des lever et coucher du soleil.

c) *Observation des animaux marqués*

Au cours d'une reprise dans le secteur ouest de la forêt (10 mars 1976) vingt et un animaux furent capturés et marqués (12 ♀, 9 ♂). Trois mâles furent équipés d'un émetteur pour des essais de radio-localisation. Un mâle et une femelle furent retrouvés morts dans les mois qui suivirent, une autre femelle a émigré.

Sur les dix-huit chevreuils restant, seize furent revus au moins une fois (88,8 p. 100) et deux jamais (11,2 p. 100).

Les fréquences d'observation des mâles et des femelles montrent des différences qu'il importe de souligner. Ainsi sur quatre-vingt-onze observations d'animaux marqués, sept mâles en totalisent cinquante et un et neuf femelles quarante. Le nombre d'observations est donc de 7,28 par individu pour les mâles et de 4,44 pour les femelles. La probabilité d'observation pour ces dernières est donc moins forte que pour les individus de l'autre sexe. Cette remarque implique que dans toute tentative de recensement on doit calculer séparément les populations de mâles et de femelles et additionner les deux pour obtenir la population totale.

Chaque observation d'animal marqué est pointée sur une carte. Le trait le plus caractéristique de cette localisation (diurne) est la stabilité des cantons fréquentés. A titre d'exemple nous présentons dans le diagramme de la figure 5 le « domaine » des trois mâles et d'une femelle observés le plus souvent.

— On constate que ces domaines se chevauchent et occupent un secteur juxtaposant des milieux très ouverts (parcelles 126-127-129 : futaies au stade des troisième ou quatrième coupes secondaires) et des parcelles offrant un bon couvert (128-122-123-124-125). Chaque domaine a une surface variant entre 20 et 50 ha, mais cette précision ne signifie pas grand-chose compte tenu du fait que les déplacements nocturnes nous restaient jusqu'alors inconnus. Il n'en est plus de même maintenant grâce à l'utilisation de la radiotélémetrie : les premiers résultats seront publiés ultérieurement. Disons seulement qu'ils semblent confirmer cette impression de stabilité du domaine et que les déplacements ne s'écartent pas beaucoup du domaine défini « à

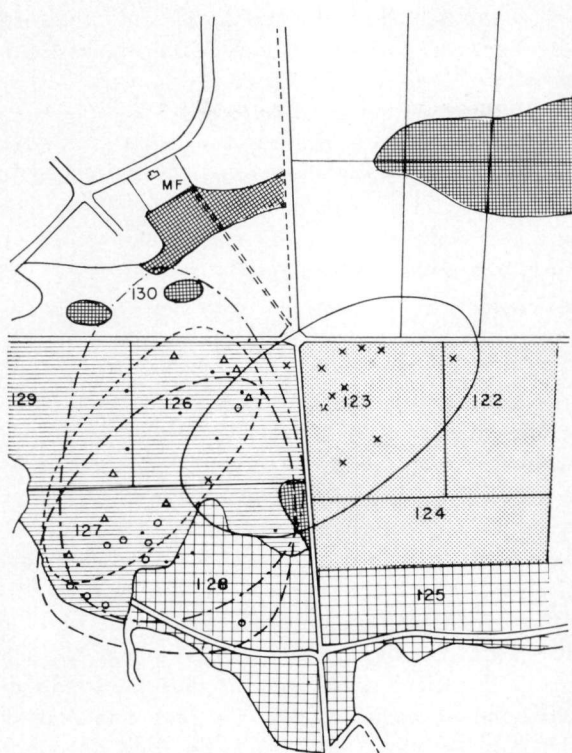


FIG. 5. — Domaine diurne de quatre chevreuils marqués, établi d'après les observations faites au cours de circuits ou d'affûts. —× ♀ n° 21, ----Δ ♀ n° 18, —○ ♂ n° 13, —● ♂ n° 13, [stippled] fourrés, [horizontal lines] coupes secondaires, [vertical lines] haut perchis, [cross-hatched] résineux.

Diurnal territory of 4 unmarked deer established after observation by circuit or by hide. thicket, secondary felling, high polestand, conifers.

vue ». Par contre on doit pouvoir préciser l'alternance des périodes de repos et d'activité.

Sur les dix-neuf animaux marqués restés vivants ; nous n'avons observé que deux changements importants de domaine. La femelle n° 19, qui a quitté la forêt, s'est installée dans un bois distant d'environ 5 km à vol d'oiseau. Précisons que la campagne avoisinante est parsemée de boqueteaux, ce qui diminue relativement les distances à parcourir « à découvert ». Le second changement de domaine concerne le mâle n° 6 que l'on a revu récemment à plusieurs reprises à environ 1 500 m de la zone de marquage.

IV. — Discussion et conclusion

La méthode utilisée dans cette étude fait appel à l'observation directe où l'on établit un contact avec l'animal. On peut donc se demander quelle est l'influence de l'intervention de l'observateur sur l'observation réalisée.

Dans le cas des circuits à pied l'observateur est actif et va au contact de l'animal. La surface prospectée est importante mais les chances d'observations d'un animal

non perturbé pendant une période de longue durée sont faibles, sauf cas favorables peu nombreux. Les réactions du chevreuil sont de deux sortes selon qu'il est surpris en période d'activité ou de repos :

— en période d'activité, la détection de la présence humaine provoque la fuite dans la majorité des cas. Même si le contact visuel n'est pas établi, la fuite, souvent accompagnée d'un aboiement, permet d'enregistrer la présence d'un animal.

— en période de repos, et principalement dans les milieux fermés le chevreuil a tendance à rester caché. Il ne se lève qu'au dernier moment si la route suivie par l'observateur passe à proximité immédiate de la reposée.

La plupart des contacts sont donc établis avec des animaux sur pied se livrant à divers comportements et la réaction de fuite est un facteur favorable à l'étude du rythme d'activité.

Pour l'étude de la répartition, un biais peut être introduit par le comportement de l'animal en période de repos. On est en effet conduit à sous-estimer les contacts dans les zones à couvert dense. Dans ces conditions, une réponse négative dans un milieu donné en période de repos peut devenir positive en période d'activité alors que la zone vide présente des réponses négatives à toute heure.

L'efficacité de l'observation varie beaucoup avec l'abondance du sous-étage dans une futaie. Lorsque les feuilles ont poussé, la visibilité sous bois est réduite et les chances d'observation des animaux également. On donne alors la préférence à la technique des affûts. Dans ce cas l'observateur est passif, ce sont les animaux qui viennent au contact. Si la surface surveillée est moins importante que précédemment on ne perturbe pas l'animal, on le suit mieux et plus longtemps dans ces différents comportements. La position élevée de l'observateur est un avantage car l'animal n'attend pas un danger provenant d'en haut. D'après R. Prior (1968) il n'a pas tendance à remarquer les mouvements situés au-dessus de la ligne de ses yeux et la position de l'observateur par rapport au vent n'a pas d'importance.

Les quelques résultats présentés dans cette note préliminaire concernent des animaux gibiers dans les conditions naturelles de leur vie en forêt. Leurs populations sont soumises à une pression de chasse et elles subissent l'influence de la fréquentation humaine de la forêt. Nous avons essayé de caractériser la répartition des animaux sur le terrain en tenant compte d'un ensemble de facteurs qui agissent chacun à des degrés divers. L'intérêt de l'analyse mathématique utilisée est précisément de permettre de tester un ensemble de variables supposées avoir une action individuelle, de voir si telles d'entre elles ont une action prépondérante ou si au contraire c'est la conjugaison de plusieurs d'entre elles qui en fait, détermine la réponse des animaux.

Ce premier travail est modeste mais dégage des tendances générales. Compte tenu de la technique utilisée sur le terrain, la localisation des animaux est assez peu précise : on ne peut pousser davantage l'interprétation. Pour cette raison nous développons actuellement notre travail en utilisant les techniques de radio-tracking qui non seulement permettent d'affiner le [repérage des individus mais encore de les suivre jour et nuit sans que l'observateur interfère sur leur activité. Cette même technique de radio-localisation nous conduira à détailler les différentes phases de l'activité du chevreuil au cours du cycle de 24 h. Cela doit aboutir à la détermination précise des phases de repos et d'activité ainsi qu'à la localisation des milieux utilisés pour accomplir ces différents comportements.

Reçu pour publication en mars 1979.

Remerciements

Ces recherches, qui ont eu pour cadre une forêt domaniale, ont bénéficié du concours actif de l'O.N.F. que nous voudrions remercier en la personne de M. P. Monomakoff, chef du centre de gestion d'Alençon. Nous ne saurions oublier M. Gauthier, agent technique à la Perrière, ainsi que M. Rimasson, qui a participé au recueil des données sur le terrain.

Nous exprimons à M. Collet, président du groupe des chasseurs, notre gratitude pour l'esprit de coopération dont ces derniers ont fait preuve tout au long de notre travail.

Summray

Distribution and activity rhythm of the Roe deer (Capreolus capreolus) in open forest

This report presents the results of a study on Roe deer in an open forest at Bèlleme in the Orne department (France). Direct observation by diurnal and nocturnal circuits and by hide is used.

Animals are irregularly distributed over the plot. There are some « empty zones » and others where deer are more or less numerous. Their presence seems related both to the low density of large trees without understory, which are food-rich environments, and to high density of shrubs offering good cover, if large trees are absent.

Deer activity is polyphasic and has a large twilight peak. Its amplitude varies as a function of time and is related to food availability and social phenomena.

The diurnal home range of some animals is determined by observation of marked individuals. Their surface varied from 20 to 50 ha ; they are situated in a mixture of secondary felling plots and thicket or young polestand-type plots.

Références bibliographiques

- BENZECRI J. P. *et al.*, 1973. L'analyse des données. Dunod, Paris.
- BRAMLEY P. S., 1970. Territoriality and Reproductive Behaviour of the Roe Deer. *J. Rep. Fert. Suppl.* 11, 43-70.
- BUBENIK A. B., 1960. Le rythme nyctéméral et le régime journalier des ongulés sauvages. Problèmes théoriques. Rythme d'activité du chevreuil. *Mammalia*, **29**, 1-66.
- DZIECIOŁOWSKI R., 1976a. Roe Deer census by pellet group counts. *Acta ther.*, **21**, 351-358.
- DZIECIOŁOWSKI R., 1976b. Estimating ungulate numbers in forest by track counts. *Acta ther.*, **21**, 217-222.
- JENKINS J. H., MARCHINTON R. L., 1969. Problems in censusing the white-tailed Deer. *Proc. symp. Nacogdoches Texas*, mars 1969.
- PADAIGA V. I., 1970. Experience of a total census of european Roe Deer population by winter pellet count. *Trans. IX int. cong. game biol. Moscow*.
- PICARD J. F., 1976. La forêt domaniale de Bèlleme (Orne), approche phyto-écologique. INRA-CNRF. Laboratoire de phyto-écologie forestière document ronéotypé à diffusion limitée.
- PRIOR R., 1968. The roe deer of Cranborne Chase an ecological survey. London (Oxford University press., 22 p.).
- PUCEK Z. *and al.*, 1975. Estimates of density and numbers of ungulates. *Polish ecological studies* 1-1, 121-135.
- SIUDA A., ZUROWSKI W., SIUDA H., 1969. The food of the Roe Deer. *Acta ther.* XIX, 18, 247-262.
- SPITZ F., 1977a. Essai d'évaluation d'une population de chevreuils par la méthode de Petersen-Lincoln. *Plaisir de la chasse*, n° 295, janvier 1977.
- SPITZ F., 1977b. Problems of roe deer (*Capreolus capreolus*) counts. Communication faite au XIII^e congrès international des Biologistes du Gibier 1976 Atlanta, USA.
- STRANDGAARD H., 1972. The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at kalo and the factors regulating its size. *Danish Rev. game biol.*, **7**, n° 1.
- TALBOT L. M., 1970. The counts of game animals in large territories in north America and Africa. *Trans. IX inter. Cong. game biol.*, Moscow 1970.

Etude comparée de l'action du diquat et du paraquat sur la muqueuse digestive de la Souris, du Rat et du Lapin

Eliane de LAVAU * , G. SIOU **, G. GROLLEAU ***,
et Jeannine CARPENTIER-LE SECH

* Laboratoire de Phytopharmacie
Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,
78000 Versailles

** Laboratoire d'Histopathologie, CERTI
59, avenue de Paris, 78000 Versailles

*** Laboratoire de la Faune sauvage et de Cynégétique
Centre national de Recherches zootechniques, I.N.R.A.,
78350 Jouy en Josas.

Résumé

Une étude a été entreprise pour comparer les effets irritants du diquat et du paraquat sur la muqueuse digestive du Rat, de la Souris et du Lapin. Les produits ont été administrés sous forme de luzerne traitée ou d'eau de boisson, à des concentrations inférieures ou égales à celles qui correspondent à la bonne pratique agricole.

A part une hypersécrétion salivaire relevée chez les lapins ayant reçu les solutions de paraquat, aucun signe d'irritation de la muqueuse digestive n'a été observé chez les animaux.

La luzerne traitée à la dose normale d'emploi, présentait immédiatement après le traitement, des résidus de 211 ppm de diquat et de 272 ppm de paraquat (par rapport au poids sec). Elle a été bien acceptée par les lapins et n'a provoqué chez eux aucun symptôme d'intoxication.

Introduction

L'irritation des muqueuses digestives par le paraquat a été observée chez des animaux de laboratoire (Clark, Mc Elligott et Weston Hurst, 1966) et chez le Lièvre, *Lepus europaeus* L., après consommation de luzerne traitée (de Lavour, Grolleau et Siou, 1973). Des effets comparables ont été signalés chez des chevaux mis à pâturer dans des prairies traitées par le paraquat, tandis que les bovins ne montraient aucun symptôme d'intoxication (Calderbank et al., 1978).

Il semble que le diquat n'ait pas fait l'objet d'études semblables sur animaux domestiques ou sauvages. Ce produit ayant de nombreux emplois, il a paru intéressant d'étudier, comparativement au paraquat, ses effets sur la muqueuse digestive des animaux, à des doses inférieures ou égales à celles qui correspondent à la bonne pratique agricole.

Dans une première étude, l'action des deux produits administrés dans l'eau de boisson a été comparée chez le Rat, la Souris et le Lapin. Une seconde expérimentation

a été réalisée pour étudier les effets provoqués chez le Lapin par la consommation de luzerne traitée dans des conditions voisines de la pratique, en relation avec l'importance des résidus de diquat et de paraquat présents dans la luzerne.

I. — Expérimentations sur souris, rats et lapins

Cette étude a été entreprise pour comparer l'action du diquat et du paraquat administrés dans l'eau de boisson, chez la Souris, le Rat et le Lapin.

A. — Matériel et méthodes

I. — Produits.

- Solution aqueuse de dibromure de diquat à 270 g/l d'ion diquat ⁽¹⁾.
- Solution aqueuse [de bichlorure de paraquat à 370 g/l d'ion paraquat ⁽¹⁾.

II. — Animaux.

- Souris mâles adultes, de souche SWISS.
- Rats mâles adultes, de souche WISTAR.
- Lapins mâles adultes, issus de croisement de souches Néo-Zélandaise et Grand Russe.

III. — Voie d'administration.

Les produits ont été ajoutés, pendant plusieurs jours consécutifs, à l'eau de boisson des animaux à des concentrations inférieures ou égales à celle d'une pulvérisation normale de ces herbicides sur les cultures.

Certains lots d'animaux ont été soumis à une diète hydrique préalable de 18 à 24 h afin de faciliter la consommation des solutions par les animaux, ceux-ci ayant généralement montré une certaine répulsion pour cette boisson. En outre, deux lots de rats ont reçu du paraquat par gavage gastrique.

La répartition des animaux dans les différents lots est donnée dans le tableau 1.

IV. — Examens pratiques.

Les examens histo-pathologiques ont porté essentiellement sur le tube digestif. Les poumons ont simplement servi d'indicateur de l'absorption du paraquat, l'effet de ce produit au niveau de cet organe étant bien connu.

Les animaux ont été sacrifiés, sous anesthésie à l'éther, à différents intervalles de temps au cours du traitement (tabl. 1), et les organes suivants ont été prélevés pour examen histo-pathologique :

a) Souris :

œsophage, estomac, duodénum et côlon.

⁽¹⁾ Ces solutions ont été fournies par la Société SOPRA-ICI (8, avenue Réaumur, 92142 Clamart Cedex), que nous tenons à remercier pour son aide.

TABLEAU 1

Modalités expérimentales et mortalité

Produit	Espèce et sexe	Mode d'administration	Concentration ou dose (mg/l)	Mortalité	Nombre d'animaux sacrifiés pour examen histologique	Nombre de jours de traitement avant le sacrifice
Paraquat	Souris ♂	Eau de boisson (B)	0	0/5	5	16
			100	0/15	15	1-9-16
			500	7/15	8	1-7
			1 000	8/15	7	1-7
	Rats ♂	Eau de boisson (B)	1 000	8/10	2	14
		Eau de boisson (A)	100	0/5	5	7-12
			500	1/5	4	6-7
			1 000	3/10	7	5-6-8
	Lapins ♂	Gavage gastrique	10 mg/kg	0/5	5	3-11
			20 mg/kg	2/5	3	3-11
			100	0/2	0	6 *
			250	0/2	2	10 *
Diquat	Rats ♂	Eau de boisson (A)	500	0/5	5	20
			1 000	2/5	3	8
	Lapins ♂	Eau de boisson (B)	100	0/2	0	6 *
			500	0/2	2	10 *

(A) = avec diète hydrique préalable.

(B) = sans diète hydrique préalable.

* plus 3 jours d'observation avant le sacrifice.

b) Rats :

— paraquat ajouté à l'eau de boisson : langue, œsophage, duodénum, côlon et poumons ;

— paraquat administré par sonde œsophagienne : estomac et duodénum ;

— diquat : langue, estomac et duodénum.

c) Lapins :

langue et estomac aussi bien pour le paraquat que pour le diquat.

Après fixation dans le liquide de Bouin Hollande, les pièces ont été incluses dans la paraffine (histomed) et les coupes colorées par une méthode trichromique de Masson (hématoxyline, fuchsine acide-ponceau de xylidine, bleu d'aniline).

B. — Résultats

I. — Observations symptomatologiques.

Les animaux ont généralement montré une répugnance à absorber les solutions de diquat et de paraquat, particulièrement aux plus fortes concentrations.

Les lapins ayant reçu le diquat n'ont présenté aucun symptôme d'intoxication. Par contre, ceux abreuvés avec les solutions de paraquat ont montré, dès le 2^e jour

dans le cas de la dose la plus élevée et le 4^e jour avec la dose la plus faible, des signes d'atonie et d'hypersécrétion salivaire.

II. — Mortalité.

Les résultats sont présentés dans le tableau 1.

Le paraquat à la concentration de 500 et 1 000 mg/l dans l'eau de boisson a provoqué, chez les rats et les souris, une mortalité plus marquée chez les animaux qui n'avaient pas été soumis à une diète hydrique préalable. Cette mortalité peut être attribuée, d'une part à la toxicité pulmonaire du paraquat, d'autre part à la déshydratation résultant du refus de l'eau de boisson. Aucune mortalité ne s'est produite chez les lapins abreuvés avec une solution à 100 ou 250 mg/l.

Le diquat, administré dans l'eau de boisson à la concentration de 100 ou 500 mg/l n'a provoqué de mortalité ni chez les rats ni chez les lapins. A la concentration de 1 000 mg/l, la mortalité observée chez les rats peut être due, partiellement comme dans le cas du paraquat, à la faible consommation de l'eau de boisson et à la déshydratation qui en est résultée.

III. — Examens histopathologiques.

Le nombre d'animaux examinés dans chaque lot est indiqué dans le tableau 1 avec la durée correspondante du traitement.

1. — Paraquat.

Chez les *souris*, aucune lésion macroscopique n'a été observée lors de l'autopsie des animaux des différents lots. De même, les examens histologiques n'ont révélé aucune lésion érosive des muqueuse et sous-muqueuse gastriques. La sous-muqueuse n'est le siège d'aucune congestion ou infiltration inflammatoire.

Chez les *rats* ayant reçu le paraquat à la concentration de 1 000 mg/l dans l'eau de boisson sans diète hydrique, les examens de l'estomac (régions malpighienne et glandulaire), du duodénum et du côlon, n'ont mis en évidence aucune réaction d'intolérance. Les poumons des deux animaux abreuvés pendant 14 jours avec cette eau de boisson ont présenté, chez l'un une alvéolite exsudative séreuse localisée avec congestion des capillaires, chez l'autre une alvéolite exsudative séreuse avec une légère prolifération conjonctive.

Chez les *rats* qui avaient été soumis à une diète hydrique préalable, aucune lésion de la muqueuse digestive n'a été mise en évidence lors de l'examen histologique, bien que des petits caillots de sang sur la muqueuse gastrique aient été observés chez un animal du lot à 1 000 mg/l et chez deux animaux du lot à 500 mg/l. Au niveau pulmonaire, des zones d'alvéolite séreuse, avec quelquefois présence de macrophages et éventuellement de polynucléaires, ont été notées chez quatre animaux du lot à 1 000 mg/l. Des lésions congestives ou inflammatoires du parenchyme pulmonaire ont également été observées chez presque tous les rats des lots à 500 et 100 mg/l.

Chez les *rats* à qui le paraquat avait été administré par gavage gastrique, aucune lésion n'a été observée au niveau des organes examinés (estomac et duodénum).

Chez les *lapins* qui avaient reçu 250 mg/l de paraquat pendant 10 jours, aucune altération macroscopique ou microscopique n'a été notée au niveau des muqueuses et sous-muqueuses linguales et gastriques.

2. — *Diquat*.

Chez les rats qui avaient reçu 500 ou 1 000 mg/l de diquat nous n'avons relevé aucune lésion macroscopique de la langue, de l'estomac ou du duodénum. En particulier, aucun point hémorragique n'a été observé. Les examens histo-pathologiques ont révélé l'intégrité des prélèvements de l'appareil digestif. Les muqueuses et sous-muqueuses linguales, gastriques et intestinales sont parfaitement conservées. Aucune ulcération, érosion ou inflammation n'a été constatée.

Chez les lapins, dont l'eau de boisson contenait 500 mg/l de diquat, les examens histo-pathologiques n'ont mis en évidence aucune érosion ni réaction d'intolérance au niveau des muqueuses et sous-muqueuses linguales et gastriques.

C. — *Conclusion*

Les examens histo-pathologiques de l'appareil digestif de souris et de rats soumis, pendant un ou plusieurs jours, à une eau de boisson renfermant 100, 500 ou 1 000 mg/l de paraquat, ne nous ont pas permis de mettre en évidence de lésions de la muqueuse digestive. Les lésions de pneumonie que nous avons observées chez la plupart des rats, nous assurent cependant que les animaux ont réellement absorbé du paraquat, point sur lequel un doute aurait pu subsister, étant donné la répulsion manifestée pour les concentrations de 500 et 1 000 mg/l (à 100 mg/l, la consommation de boisson semble avoir été normale).

Chez les lapins, l'absorption des solutions à 100 ou 250 mg/l de paraquat n'a provoqué aucune lésion macroscopique ou microscopique de la muqueuse digestive, bien que les animaux aient montré des signes d'hypersécrétion salivaire.

Il faut toutefois noter que les lapins ayant été sacrifiés 3 jours après la fin du traitement, les symptômes d'une légère irritation auraient pu disparaître pendant ce délai.

Dans une expérience comparable, une salivation excessive accompagnée de glossitis et d'une ulcération de la langue et de l'œsophage avait été observée chez des lapins abreuvés avec une eau de boisson contenant 286 ppm de bichlorure de paraquat (Clark, Mc Elligott et Weston Hurst, 1966).

Dans une autre étude (Restuccia, Foglini et de Albentis Nannini, 1974), des lapins avaient reçu des doses sublétales de paraquat, soit dans l'eau de boisson, soit dans la nourriture pendant plusieurs jours. Des modifications histopathologiques importantes avaient été observées au niveau des poumons, du foie, des reins et du cerveau, mais les auteurs ne faisaient pas mention d'irritation de la muqueuse digestive.

II. — *Etude des effets de la consommation de luzerne traitée par le diquat et le paraquat, sur la muqueuse digestive des lapins*

Cette expérimentation avait pour but de comparer les effets obtenus chez les animaux à la suite de l'absorption de solutions aqueuses de diquat et de paraquat, à ceux provoqués chez des lapins par la consommation de luzerne traitée avec ces deux produits, dans des conditions voisines de celles de la pratique agricole.

Elle a comporté, en outre, la détermination des résidus de chacune de ces deux substances dans la luzerne, en séparant la fraction entraînable à l'eau de la partie résiduaire fixée sur ou dans le végétal, afin de voir dans quelle mesure cette fixation peut diminuer la toxicité de ces deux produits.

A. — Matériel et méthodes

1. — Les produits.

Les formulations utilisées étaient :

- le REGLONE contenant 200 g/l de diquat (ion),
- le GRAMOXONE 2 contenant 200 g/l de paraquat (ion).

Elles ont été utilisées à la dose de 3 l/ha. Le volume de la pulvérisation étant de 500 l/ha, la concentration était donc de 1 200 mg/l de diquat ou de paraquat.

2. — Les animaux.

Nous avons utilisé, comme dans l'essai préliminaire, des lapins mâles adultes, issus de croisement de souches Néo-Zélandaise et Grand Russe, qui avaient été préalablement acclimatés à leurs clapiers et à leur nourriture depuis un mois au minimum.

3. — Modalités expérimentales.

a) Traitement de la luzerne.

Deux parcelles de luzerne de 100 m² ont été traitées, l'une avec le diquat, l'autre avec le paraquat, au mois de mai (donc à une date très tardive pour le paraquat).

b) Administration de la luzerne aux lapins.

Six lots de cinq lapins par produit étudié, ont reçu respectivement,

- lot I, luzerne témoin non traitée,
- lot II, luzerne traitée prélevée immédiatement après le traitement (une seule ration),
- lot III, luzerne prélevée et donnée 6 h après le traitement (une seule ration),
- lot IV, luzerne prélevée et donnée 24 h après le traitement (une seule ration),
- lot V, luzerne prélevée et donnée 48 h après le traitement (une seule ration),
- lot VI : 1^{er} jour, même ration que le lot II
 2^e jour, même ration que le lot IV
 3^e jour, même ration que le lot V.

Les échantillons de luzerne ont été prélevés en 10 endroits répartis sur toute la surface traitée de chaque parcelle. Afin de se rapprocher des conditions de la pratique, la luzerne a été coupée en bas du pied dans le cas du diquat, tandis que seule la partie supérieure de la plante (10 à 15 cm) a été prélevée dans le cas du paraquat qui, normalement, n'est employé que pour traiter la luzerne dormante très peu développée.

Trois animaux par lot ont été sacrifiés 24 h après le moment de l'apport de la luzerne dans les clapiers, pour autopsie et examens histopathologiques. Les autres ont été observés pendant 15 jours, puis sacrifiés. Parmi eux, seuls ceux du lot VI et du lot témoin ont été retenus pour des examens histopathologiques.

4. — *Observations et examens pratiques.*

a) *Observations symptomatologiques.*

b) *Examens histopathologiques.*

Chez tous les animaux, des prélèvements des organes suivants ont été fixés dans le liquide de Bouin : langue, œsophage, estomac, duodénum et jéjunum.

En outre, le caecum a été prélevé chez les animaux traités. Les poumons ont été examinés chez les témoins et les sujets sacrifiés 24 h ou 15 jours après la prise de trois rations.

Les pièces ont été incluses dans la paraffine (histomed) et les coupes colorées par une méthode trichromique de Masson.

5. — *Analyse de la luzerne.*

a) *Prélèvement et préparation des échantillons pour l'analyse.*

Des échantillons d'environ 500 g de luzerne ont été prélevés dans les mêmes conditions que la luzerne destinée à la nourriture des lapins, c'est-à-dire :

- immédiatement après le traitement,
- 6 h après le traitement,
- 24 h après le traitement,
- 48 h après le traitement.

Un échantillon moyen de 100 g a été constitué en prenant 10 g dans chacun des 10 échantillons correspondant aux différents points de prélèvement.

Chaque brin de luzerne a été lavé, par trempage durant quelques secondes dans trois bains successifs d'eau distillée, pour séparer le diquat ou le paraquat non encore fixés par la plante.

Les dosages ont été effectués en double sur 50 g de luzerne, d'une part sur les eaux de lavage, d'autre part sur la luzerne lavée.

b) *Méthode analytique.*

— *Diquat.*

Au cours d'études préliminaires, nous avons appliqué une méthode communiquée par I. C. I. (1972), très voisine de celle de Calderbank, Morgan et Yuen (1961), comportant une ébullition en milieu sulfurique dilué suivie d'une purification sur résine échangeuse d'ions et d'un dosage spectrophotométrique.

A la suite de différents essais, il est apparu que l'ébullition en milieu sulfurique N empêchait une bonne récupération du diquat et que le remplacement de H_2SO_4 par HCl permettait d'obtenir des résultats satisfaisants dans le cas de la luzerne, avec un taux de récupération moyen de 85 p. 100. Cette modification a donc été adoptée.

Les résidus étant importants, la mesure de la densité optique a été effectuée à 430 nm.

— Paraquat.

Bien que dans une étude antérieure (de Lavour, Grolleau et Siou, 1973), l'application de la méthode de Calderbank et Yuen (1965) ait permis d'obtenir des pourcentages satisfaisants de récupération du paraquat, l'attaque sulfurique a été remplacée par une ébullition en milieu chlorhydrique N, comme dans le cas du diquat. Ceci a permis de réduire notamment la coloration parasite de l'extrait et de diminuer le volume d'éluat nécessaire pour éliminer cette interférence.

Les résidus dans la luzerne étant importants, la mesure de la densité optique a été faite à 600 nm. Le taux de récupération a été de 70 p. 100.

B. — Résultats

1. — *Observations symptomatologiques.*

Les lapins ont très bien consommé la luzerne traitée dans les deux cas, même le 3^e jour après le traitement, bien qu'elle ait été déjà fortement atteinte par l'action phytotoxique des produits. La ration était comprise entre 500 et 700 g, pour chaque individu.

Les animaux sont restés en bonne santé apparente pendant toute la durée de l'expérience. Aucune salivation anormale n'a été observée.

2. — *Résultats des examens histopathologiques.*

Aucune réaction d'intolérance n'a été observée au niveau de la muqueuse linguale et de la muqueuse gastro-intestinale. Aux différents niveaux intestinaux, on n'observe aucune réaction érosive ou métaplasique. Les cellules à plateau strié sont bien conservées, on ne note aucune tendance à la prolifération des cellules caliciformes à pôle muqueux ouvert. La sous-muqueuse de ces régions n'est le siège d'aucune infiltration inflammatoire ou de réaction congestive. De même, les couches musculaires n'offrent pas d'aspect particulier.

Les fragments de poumons examinés chez les animaux sacrifiés 24 h ou 15 jours après l'absorption de trois rations de luzerne traitée ne présentent aucune alvéolite, congestion ou inflammation.

3. — *Résidus de diquat et de paraquat dans la luzerne.*

Il apparaît que les résidus de paraquat sont un peu plus élevés que ceux de diquat, bien que la dose d'emploi des deux produits soit la même. Dans les échantillons prélevés immédiatement après le traitement, on trouve en effet 46,9 ppm de paraquat et 31,6 de diquat, exprimés par rapport au poids frais. Ceci peut sans doute s'expliquer par le fait que dans le cas du paraquat seule la partie supérieure de la luzerne, mieux exposée au traitement, a été analysée afin de se rapprocher des conditions d'une luzerne dormante dont toutes les feuilles sont exposées à la pulvérisation, tandis que dans le cas du diquat, l'analyse a porté sur la plante entière (tab. 2).

Six heures après le traitement, il y a une diminution importante des résidus peut-être attribuable à un égouttage de la pulvérisation des feuilles vers le sol, mais plus vraisemblablement à une dégradation photochimique, surtout dans le cas du diquat, le traitement ayant été effectué par un temps très ensoleillé. Une pluie de 8 mm étant

TABLEAU 2

Résidus de diquat et de paraquat dans la luzerne (ppm/poids frais)

Délai entre le traitement et le prélèvement (heures)	Diquat			Paraquat		
	Eau de lavage	Luzerne lavée	Total	Eau de lavage	Luzerne lavée	Total
0	17,2	14,4	31,6	19,1	27,8	46,9
6	10,8	11,0	21,8	7,6	18,2	25,8
24	10,2	6,8	17,0	9,3	18,2	27,5
48 *	0,8	3,2	4,0	1,6	12,1	13,7

* Après une pluie d'orage de 8 mm.

TABLEAU 3

Résidus de diquat et de paraquat dans la luzerne exprimés par rapport au poids sec

Délai entre le traitement et le prélèvement (heures)	Diquat		Paraquat	
	Poids sec (p. cent)	Résidus (ppm)	Poids sec (p. cent)	Résidus (ppm)
0	14,91	211,9	17,20	272,6
6	17,66	123,4	20,10	128,3
24	17,55	96,8	24,15	113,8
48 *	15,80	25,3	22,10	61,9

* Après une pluie d'orage de 8 mm.

TABLEAU 4

*Pourcentage de diquat et de paraquat entraînés par l'eau de lavage de la luzerne ***

Délai entre le traitement et le prélèvement (heures)	Diquat	Paraquat
0	54,4	40,7
6	49,5	29,4
24	60,0	33,8
48 *	20,0	11,6

* Après une pluie d'orage de 8 mm.

** Par rapport aux résidus présents au moment de chaque prélèvement.

tombée entre les troisième et quatrième prélèvements, il est normal d'observer une chute importante des résidus dans le dernier échantillon (tabl. 2 et 3).

Il semble que le diquat soit moins fixé sur la luzerne que le paraquat, car bien que ces deux produits soient l'un et l'autre très hydrosolubles, le lavage à l'eau de la luzerne a entraîné une plus forte proportion du premier que du second.

Vingt-quatre heures après le traitement, le pourcentage de résidus de paraquat ou de diquat entraînés par l'eau n'est pas très différent de celui trouvé immédiatement après la pulvérisation. Il est plus faible pour le dernier prélèvement effectué après une pluie orageuse qui avait déjà dû éliminer elle-même une certaine proportion des résidus (tabl. 4).

C. — Conclusion

Au cours de cette expérimentation, l'ingestion de luzerne traitée soit avec le diquat, soit avec le paraquat, n'a provoqué aucun effet chez les lapins, contrairement à ce qui avait été observé chez les lièvres dans une étude précédente avec le paraquat (de Lavour, Grolleau et Siou, 1973). Les animaux n'ont montré aucun symptôme d'intoxication. Les examens histopathologiques de la langue, de l'estomac et de l'intestin, et dans certains cas des poumons, n'ont révélé aucune réaction d'intolérance.

Si l'on compare les résultats des analyses de luzerne obtenus dans les deux études, on constate que les résidus de paraquat sont du même ordre de grandeur pour les prélèvements effectués immédiatement après le traitement. La concentration exprimée par rapport au poids frais est de 46,9 ppm dans l'expérimentation présente, et variait de 27 à 43 ppm selon les parcelles, dans l'étude de 1973. Par contre, la diminution des résidus a été plus rapide dans la dernière expérience, du fait du fort ensoleillement le jour du traitement et d'une chute de pluie le lendemain, conditions ayant facilité la dégradation photochimique d'une part et l'entraînement par l'eau d'autre part.

Par conséquent, si les animaux des lots II et VI ont reçu une nourriture fortement contaminée, par contre ceux du lot V ont consommé une luzerne dont la concentration en paraquat ou en diquat était particulièrement faible. Dans l'étude de 1973, les Lièvres avaient eu la possibilité d'ingérer de fortes doses de paraquat pendant une période plus longue.

Mais d'autre part, l'absence de lésions des muqueuses digestives chez les rats et les souris ayant bu les solutions aqueuses de paraquat à la concentration de 1 000 ppm, ainsi que chez les lapins ayant reçu l'eau de boisson à 250 ppm, incite à penser que le lièvre est peut-être plus sensible à l'action irritante de ce produit.

La proportion de résidus de diquat ou de paraquat, entraînés par lavage à l'eau, a peu varié pendant les 24 h qui ont suivi le traitement. L'hypothèse avancée que la consommation d'une végétation ressuyée serait moins dangereuse du fait de la fixation du paraquat sur la plante, ne semble donc pas confirmée par ces observations.

Conclusion générale

Les résultats obtenus dans cette expérimentation nous ont permis de comparer les effets du diquat et du paraquat sur la muqueuse digestive du Rat, de la Souris et du Lapin, les produits étant administrés soit dans l'eau de boisson, soit sous forme de luzerne traitée.

Chez les rats et chez les souris l'absorption des solutions n'a provoqué aucune lésion de la muqueuse digestive, aussi bien dans le cas du paraquat que dans le cas du diquat, même à la plus forte concentration correspondant à celle d'une pulvérisation normale de ces herbicides sur les cultures.

Chez les lapins, la solution de paraquat a provoqué, aux concentrations de 100 et de 250 mg/l une hypersécrétion salivaire tandis que la solution de diquat à 100 ou 500 mg/l n'a pas entraîné l'apparition de cette réaction.

Chez les lapins ayant reçu les produits sous forme de luzerne traitée contenant des résidus de 25 à 272 ppm (par rapport au poids sec) selon les lots d'animaux, aucun symptôme d'intoxication n'a été observé. Les examens histo-pathologiques n'ont révélé aucune lésion de la muqueuse digestive, ou des poumons, quels que soient le produit et le mode d'administration. L'absorption de luzerne traitée par le paraquat n'a donc pas provoqué chez les lapins les effets irritants observés précédemment chez les lièvres (de Lavaur, Grolleau et Siou, 1973). Bien que les conditions expérimentales aient été différentes, les lièvres ayant pu consommer de la luzerne traitée pendant plus longtemps que les lapins, une différence de sensibilité entre les deux espèces paraît vraisemblable.

Il faut cependant faire une réserve, à savoir que la surface des tissus examinés histologiquement ne représente qu'une très petite fraction de la muqueuse digestive et que de ce fait des lésions très discrètes auraient pu passer inaperçues.

Reçu pour publication en mars 1979.

Summary

Comparative study of the diquat and paraquat action on the digestive mucosa of mouse, rat and rabbit

A study has been undertaken to compare the irritant effects of diquat and paraquat on the digestive mucosa of rat, mouse and rabbit. The products have been given under the form of treated lucerne or drinking water at concentrations inferior or equal to those corresponding to a good agricultural practice. Except a salivary hypersecretion observed in rabbits having received paraquat solutions no sign of irritation of the digestive mucosa has been observed in the animals.

The treated lucerne at normal use dosis showed immediately after the treatment residues of 211 ppm diquat and 272 ppm paraquat (as compared to dry weight.) It was well accepted by the rabbits and did not induce any symptom of intoxication in them.

Références bibliographiques

- CALDERBANK A., MORGAN CLARE B., YUEN S. H., 1961. Determination of diquat residues in potato tubers. *Analyst*, **86**, 569-579.
- CALDERBANK A., YUEN S. H., 1965. An ion exchange method for determining paraquat residues in food crops. *Analyst*, **90**, 99-106.
- CALDERBANK A., Mc KENNA R. H., STEVENS M. A., WALLEY J. K., 1968. Grazing trials on paraquat treated pasture. *J. Sci. Fd. Agric.*, **19**, 246-250.
- CLARK D. G., Mc ELLIGOTT R. F., WESTON HURST E., 1966. The toxicity of paraquat. *Brit J. Indust. Med.*, **23**, 126-132.
- DE LAVAUER Eliane, GROLLEAU G., SIOU G., 1973. Intoxication expérimentale de lièvres par de la luzerne traitée au paraquat. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **5**, 609-622.
- RESTUCCIA A., FOGLINI A., de ALBENTIS NANNINI D., 1974. Paraquat toxicity in rabbits. *Vet. Ital.* **25** (11-12) 555-564 ; 562-566.

Influence de la poussière des chemins sur *Aspidiotus nerii* Bouché (Hom. Diaspididae) et son parasite principal, *Aphytis chilensis* How. (Hym., Aphelinidae), observés sur Olivier

V. ALEXANDRAKIS * et P. NEUENSCHWANDER **

* Institut des Plantes Subtropicales et de l'Olivier, Chania, Crète, Grèce

** Institut d'Entomologie de l'Ecole Polytechnique Fédérale 8092 Zürich, Suisse

Résumé

Dans trois localités de Crète (Grèce), la densité et la composition des populations d'*Aspidiotus nerii* et de son parasite, *Aphytis chilensis*, sur olivier ont été évaluées compte tenu du gradient de poussière observé au niveau des trois premières rangées d'arbres qui bordent les routes non goudronnées. Parallèlement à la quantité décroissante de poussière enregistrée, la densité de la population des cochenilles diminue et reste à un niveau très bas à l'intérieur de l'olivieraie. La proportion de cochenilles mortes pour des causes inconnues, comme le pourcentage de parasitisme, augmentent depuis la route jusqu'à l'intérieur. Cette mortalité des cochenilles est attribuée à la destruction par alimentation des parasites dite « host-feeding ».

En laboratoire, les feuilles de jeunes oliviers, recouvertes de poussière permettent une fixation de larves mobiles supérieure à celle constatée sur feuilles propres. Cette observation permet aujourd'hui un meilleur rendement des cultures de cette cochenille au laboratoire, par suite de l'adoption dans la routine des élevages d'un traitement au talc des courges avant l'infestation. Le parasite par contre préfère les cochenilles fixées sur substrat propre à celles couvertes de poussière.

Ces expérimentations suggèrent qu'*A. chilensis* est responsable à l'intérieur de l'olivieraie du maintien de son hôte à un niveau non préjudiciable.

Introduction

La poussière est généralement considérée comme un facteur néfaste au développement des insectes. Si parmi eux, les adultes actifs comme les Hyménoptères parasites sont particulièrement sensibles, il en est d'autres, sédentaires, comme beaucoup d'Homoptères, qui sont moins affectés (Flanders, 1941). Etant donné cette susceptibilité différente entre les cochenilles et leurs parasites, il a été observé que sous l'effet de la poussière l'action des parasites est réduite, ce qui permet aux cochenilles d'atteindre un haut niveau de populations (DeBach, 1951). En outre, il a été observé, par exemple, que les larves de *Lepidosaphes beckii* (Newm.) sont mobiles moins longtemps et se fixent préférentiellement dans le site de dépôt des poussières (Hulley, 1962) répondant ainsi à un thigmotactisme prépondérant (Bénassy, 1961). Aucune étude comparative de l'influence de la poussière sur une Cochenille diaspine et sur son parasite associé n'a été entreprise jusqu'à présent.

En Crète, *Aspidiotus nerii* Bouché (= *hederae* Vallot) est connu depuis longtemps comme étant nuisible à l'olivier le long des routes, où les arbres sont recouverts de poussière. Mais depuis quelques années ce ravageur s'est étendu à des oliveraies complètes, ce qui a déterminé un certain nombre de recherches à son sujet (Alexandrakis, 1979 ⁽¹⁾ ; Alexandrakis *et al.*, 1977 ; Neuenschwander *et al.*, 1977). Au vu de cette nouvelle importance économique, il importe d'étudier les facteurs capables de limiter cette Cochenille. Les fortes densités de populations trouvées dans une bande étroite le long de beaucoup de routes, où les conditions microclimatiques de température et d'humidité et celles des arbres sont identiques, est favorable à une telle analyse.

Dans cette zone où l'on a constaté un gradient parallèle de poussière et de cochenilles, on a donc mesuré la quantité de poussière, la densité de la composition de la population d'*A. nerii*, ainsi que l'activité et la survie de son parasite principal, *A. chilensis*. L'impact de ce parasite est dû à la présence de ses larves comme à l'action des femelles adultes dont l'alimentation aux dépens de l'hémolymphe de l'hôte (dit « host-feeding » (DeBach, 1943 ; Douff, 1964), provoque la destruction d'un certain nombre de Cochenilles.

Les deux échantillons de cette étude ont été prélevés aux deux périodes de densité maximale des parasites, au printemps et en automne, saisons qui correspondent à la première et à la troisième génération de la Cochenille. Ces observations de plein champ sont complétées par des expériences au laboratoire, où l'on peut suivre tout spécialement le comportement vis-à-vis de la poussière des larves mobiles.

Matériels et méthodes

Pour les essais de plein champ, trois oliveraies pourvues d'une forte infestation d'*A. nerii* le long d'une route poussiéreuse, ont été choisies dans la province de Chania, Crète, Grèce. Elles se situent à :

- Galatas, à 6 km à l'ouest de Chania à une altitude de 50 m ;
- Mothiana, à 31 km à l'ouest de Chania à une altitude de 160 m ;
- Akrotiri, à 18 km au nord-est de Chania au niveau de la mer.

L'oliveraie de Galatas est composée d'oliviers de la variété Tsounati, tandis que la variété Koroneiki est seule représentée dans les 2 autres plantations. Dans chaque région, l'expérience porte sur cinq lignes voisines d'arbres, perpendiculaires à la route. Les trois premiers arbres de chaque ligne ont été numérotés de 1 à 3, en distinguant pour chaque arbre 2 moitiés A et B, la première étant chaque fois la plus proche de la route et la deuxième la plus éloignée. Ainsi 1 A représente la moitié d'arbre la plus exposée à la poussière de la route et 3 B, la moitié la plus éloignée, est, à ce titre, la mieux protégée.

Pour déterminer la quantité de poussière de 1 A à 3 B, quatre cent vieilles feuilles sont récoltées au hasard par moitié d'arbre, c'est-à-dire douze mille feuilles pour chaque échantillon. Cet échantillonnage a été réalisé trois fois à Galatas (les 6.10.1976, 18.3.1977, 24.5.1977) et une fois à Akrotiri (le 26.5.1978). Les feuilles

⁽¹⁾ V. Alexandrakis, 1979. Contribution à l'étude d'*Aspidiotus nerii* en Crète. Thèse, Université de Bordeaux, France.

récoltées sont soigneusement lavées ; l'eau de ce mélange est évaporée dans un four à 100 °C et la poussière restante est ensuite pesée.

Pour déterminer le gradient d'infestation par la Cochenille de 1 A à 3 B, cent vieilles feuilles par moitié d'arbre sont réparties selon leur contamination entre classes selon une échelle visuelle allant de 0 et 4. Cette pratique réalisée au printemps et en automne 1977 dans chacune des trois régions correspond au prélèvement de trois mille feuilles par saison pour chaque région. Pour connaître le nombre de cochenilles par classe, cinquante feuilles de chaque classe sont observées sous la loupe binoculaire (tabl. 1), ce qui permet l'estimation du nombre total de cochenilles sur les cent feuilles classées.

TABLEAU 1

Nombre moyen d'A. nerii morts et vivants par feuille dans trois régions selon la répartition en classes

Classe	Galatas	Mothiana	Akrotiri
0	0,08	0,58	0,40
1	2,74	2,42	1,72
2	8,96	5,52	5,58
3	31,52	26,94	19,08
4	127,92	36,72	54,72

En vue d'étudier dans le gradient de poussière la composition de la population de la cochenille aussi bien que le parasitisme, quinze vieilles feuilles, ayant à peu près chacune la même infestation, sont récoltées au printemps et en automne sur chaque moitié d'arbre (les 29.4 et 24.10.1977 pour Galatas ; les 5.5 et 25.9.1977 pour Mothiana et les 14.5 et 12.10.1977 pour Akrotiri). On dénombre alors toutes les cochenilles présentes sur les feuilles, en distinguant les stades suivants : L_1 fixé, L_2 femelle, préoviposition et oviposition, L_2 mâle, pronymph, nymphe et mâle adulte, en séparant les morts et les vivants. De même pour les parasites, les stades successifs d'évolution : œuf, larve, nymphe, adulte et trous de sortie sont notés. Ainsi, quatre cent cinquante feuilles sont analysées par région à chacune des 2 saisons, soit au total deux mille sept cent feuilles.

Le pourcentage de parasitisme total se calcule selon la formule $P/(P + H)$, où P représente l'ensemble des cochenilles contenant un parasite vivant ou mort ou un trou de sortie, et H est la somme des hôtes non parasités vivants et morts des stades susceptibles d'être parasités : préoviposition et oviposition, L_2 mâle, pronymph et nymphe.

Les essais au laboratoire concernant l'influence de la poussière sur la fixation des larves mobiles d'*A. nerii* s'effectuent à $25\text{ °C} \pm 1\text{ °C}$ et $70\text{ p. }100 \pm 5\text{ p. }100\text{ H. R.}$, en utilisant comme plante-hôtes de petits oliviers en pot ou des courges. Sur quatre arbres en pot de la variété Koroneiki un rameau par arbre est isolé sous un sac en plastique avant de recouvrir l'ensemble de l'arbre de poussière provenant d'une route non goudronnée. Après avoir enlevé les sacs en plastique, les arbres sont placés durant quatre jours au-dessous des feuilles de lauriers roses fortement infestées par *A. nerii* au stade d'oviposition. Afin d'obtenir une contamination homogène par les larves mobiles, la position des feuilles du laurier rose est intervertie deux fois par jour

au hasard. Après 15 jours d'évolution dans les conditions du laboratoire, les cochenilles fixées sur les vingt dernières feuilles de chaque rameau sont dénombrées, ce qui correspond à l'observation de 4×20 feuilles propres et de 4×20 feuilles poussiéreuses. La plupart des expériences cependant sont effectuées uniquement sur courges, beaucoup plus faciles à manipuler que les plants d'olivier qui ont tendance à perdre leurs feuilles en chambres climatisées. Pour obtenir des parties propres et des parties poussiéreuses sur les mêmes courges, on applique avant poudrage des bandes de papier à leur surface. Ces papiers une fois ôtés, on dispose alors de courges avec alternativement des bandes propres et des bandes poussiéreuses. La contamination ultérieure des courges par les larves mobiles d'*A. nerii* s'effectue de la même façon que dans le cas des petits oliviers. Pour déterminer la densité de l'infestation, on trace au préalable au hasard des carrés de 4 cm^2 dans les deux types de bandes.

Pour étudier l'influence de la poussière sur l'action parasitaire d'*A. chilensis*, deux courges, ayant une infestation homogène par *A. nerii* au stade de préoviposition, reçoivent au printemps 1978 un poudrage en bandes. Elles sont placées ensuite durant 4 jours dans une cage avec chacune environ quarante adultes de parasite. Vingt jours plus tard, quand les parasites sont au stade nymphal, les cochenilles présentes sur dix carrés propres et dix carrés poussiéreux de 4 cm^2 sont comptées.

En ce qui concerne l'analyse statistique des données obtenues dans les plantations, la question la plus importante est celle concernant la différence entre les moyennes des paramètres examinés pour les positions de chacune des six moitiés d'arbres. Il y a quinze simples comparaisons possibles entre les six moyennes, et par conséquent le test de Dunn (Kirk, 1968) est habituellement appliqué pour $C = 15$. Dans les tableaux des moyennes, celles d'une colonne suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes les unes des autres au niveau de $p = 0,05$. De plus l'intervalle critique $t_{\text{Dunn}} \text{ SE}$ est indiqué. Pour l'analyse de la proportion de cochenilles mortes (tabl. 4), les échantillons du printemps et de l'automne des cinq moitiés d'arbres exposées de la même façon à la poussière sont réunies pour obtenir une base suffisante pour l'estimation de la mortalité. Les trois régions sont alors traitées comme blocs et l'analyse ne compte que 4 stades $\times$ 6 expositions $\times$ 3 régions, c'est-à-dire 71 degrés de liberté. Pour déterminer l'importance du « host-feeding » le pourcentage des individus morts d'un stade est comparé avec le pourcentage de parasitisme total au niveau des cinq moitiés d'arbres réunies. Comme les valeurs des trois régions et des deux saisons se trouvaient nettement sur la même ligne droite, une simple analyse de régression suffisait et la valeur de t (avec astérisque, si significatif au niveau de $p = 0,05$), la variance expliquée r^2 et l'écart-type du coefficient de régression s_b sont donnés (Snedecor et Cochran, 1967).

Résultats

Observations en plein champ

La poussière.

Le long des routes non goudronnées la poussière produite par le trafic est transportée par le vent et recouvre spécialement la première ligne d'arbres. La quantité de poussière par feuille varie selon les conditions climatiques, spécialement des pluies,

mais le profil (tabl. 2) reste toujours le même. Un gradient de poussière est observé depuis la route jusqu'à la troisième rangée d'arbres, la plus grande différence observée se situant au niveau du premier arbre entre la moitié face à la route et la moitié protégée.

Densité de la poussière le long des routes. En g par quatre cent feuilles

Moitié d'arbre	Galatas		Akrotiri	
	par moitié	par arbre	par moitié	par arbre
1 A	0,912 a		0,553 a	
B	0,603 b	0,757 a	0,359 ab	0,456 a
2 A	0,522 b		0,236 b	
B	0,605 b	0,563 b	0,223 b	0,229 b
3 A	0,422 b		0,212 b	
B	0,468 b	0,445 b	0,152 b	0,182 b
Intervalle critique t_{Dunn} SE 0,241		0,171	0,245	0,173.

L'infestation par *A. neri* dans ce gradient de poussière est représentée au tableau 3, où la densité en cochenilles mortes et vivantes a été estimée en classant cent vieilles feuilles de chacune des 5×6 moitiés d'arbre. A travers les différences observées dans l'infestation d'une région à l'autre et entre les saisons, on observe une diminution régulière de l'infestation depuis la route jusqu'à l'intérieur de l'oliveraie, la contamination étant comparativement 7,4 fois, soit antilog (3,36-2,49) plus forte le long de la route qu'à l'intérieur de la plantation. A partir d'échantillons moins importants, mais

Infestation par A. nerii le long des routes. En log des vivants et morts, tous stades sur cent feuilles estimé par classement. Deux échantillons par an dans trois régions

Moitié d'arbre	Régions			Saisons		Moyennes
	Galatas	Mothiana	Akrotiri	printemps	automne	
1 A	3,67	3,22	3,19	3,48	3,24	3,361 a
B	3,42	3,27	2,85	3,25	3,10	3,179 a
2 A	3,30	2,86	2,68	3,12	2,78	2,947 b
B	3,04	2,90	2,58	3,07	2,61	2,839 b
3 A	2,71	2,54	2,39	2,79	2,30	2,546 c
B	2,47	2,68	2,33	2,65	2,34	2,494 c

Intervalle critique t_{Dunn} SE pour quinze comparaisons = 0,225.

dénombrés sous la loupe binoculaire, la composition de ces populations a été établie. Les proportions de cochenilles mortes trouvées dépendent beaucoup du climat (lessivage des feuilles par les pluies, etc...) et des stades ; mais elles sont comparables pour chaque stade pour des échantillons récoltés pendant les mêmes périodes. Basé sur un matériel de plus de soixante-quinze mille cochenilles disséquées, provenant des feuilles choisies pour une infestation d'importance moyenne, le tableau 4 donne les proportions d'insectes morts selon leur stade et l'exposition à la poussière. Pour tous les stades, une faible tendance à une augmentation de la proportion des cochenilles mortes dans les arbres moins souillés par la poussière, apparaît.

TABLEAU 4

*Proportion des individus morts parmi les différents stades d'A. nerii
dans le gradient de poussière le long des routes*

100 p. 100 = somme des vivants et morts du même stade d'une région, calcul en arc sin $\sqrt{p}$

Moitié d'arbre	L1 p. 100	L2 p. 100	Préoviposition p. 100	Oviposition p. 100	Moyenne p. 100
1 A	17,1 a	26,9 a	27,9 a	10,1 a	19,9 a
B	24,1 ab	31,4 ab	36,7 ab	19,7 ab	27,7 ab
2 A	30,1 ab	38,7 ab	45,6 b	27,0 bc	35,2 b
B	29,7 ab	33,3 ab	46,9 b	33,9 c	35,8 b
3 A	31,3 b	44,2 b	47,4 b	21,6 bc	35,8 b
B	26,7 ab	40,5 ab	43,2 b	18,2 ab	31,6 b
Total en log	4,21	4,66	4,09	3,35	4,88

Intervalle critique t_{Dunn} SE pour 75 comparaisons = 9,18 en arc sin $\sqrt{p}$.

Le parasite.

L'activité des parasites n'est mesurée que deux fois, notamment quand la courbe de la densité des stades vivants trouvés sous les boucliers des cochenilles passe par deux sommets marqués, le premier au printemps et le deuxième en automne. Les dates d'échantillonnages ne se situent donc pas nécessairement au sommet de ce parasitisme dit « actif », dont l'estimation n'inclut que les stades vivants. C'est pourquoi le parasitisme « total » qui concerne les stades vivants et morts de l'hôte et du parasite comme les trous de sortie de celui-ci, fut choisi comme paramètre. Cette mesure, qui néglige que les stades morts peuvent tomber des feuilles à différentes vitesses, permet de comparer toutefois l'activité des parasites le long du gradient de poussière dans un même microclimat. Ce parasitisme, calculé séparément pour chaque moitié d'arbre une fois au printemps et une fois à l'automne (tabl. 5), diffère d'une région à l'autre et augmente significativement avec l'abaissement de la densité de poussière.

En ce qui concerne l'influence de la poussière sur les stades immatures d'*A. chilensis* on a trouvé les pourcentages de parasites morts suivants : 13,6 ; 15,2 ; 17,4 ; 14,2 ; 13,7 et 14,5 p. 100 pour les moitiés d'arbres de 1 A à 3 B respectivement. Aucune différence n'est significative et on en conclut donc que la poussière n'affecte pas la survie des stades immatures du parasite.

TABLEAU 5

Parasitisme total par A. chilensis dans le gradient de poussière le long des routes
Pourcentage moyen de cinq moitiés d'arbres ;
deux échantillonnages par région, au printemps (p) et en automne (a)

Moitié d'arbre	Galatas		Mothiana		Akrotiri		Moyenne p. 100	Nbre de parasites N
	p	a	p	a	p	a		
	p. 100		p. 100		p. 100			
1 A	7,6	6,8	24,2	6,2	13,9	2,1	9,1 a ⁽¹⁾	818
B	12,0	13,7	29,8	19,4	20,3	4,5	15,7 b	1 187
2 A	24,9	9,4	36,6	37,6	22,0	15,7	23,5 c	1 299
B	28,6	11,3	48,0	33,1	19,6	15,1	25,0 c	1 326
3 A	24,1	11,1	27,9	34,2	23,8	24,3	23,8 c	1 251
B	25,9	13,7	34,7	31,6	22,6	14,3	23,3 c	1 250
	15,1 a ⁽²⁾		29,5 b		15,6 a			
Nombre total								
<i>A. nerii</i>	9 311	8 357	7 145	4 441	5 707	4 003		38 964
<i>A. chilensis</i>	1 547	839	2 297	1 031	985	432		7 131

⁽¹⁾ Intervalle critique t_{Dunn} SE pour 19 comparaisons = 4,7 (en arc sin $\sqrt{p}$).

⁽²⁾ Intervalle critique = 3,3.

« *Host-feeding* » : L'augmentation du parasitisme est parallèle à celle du pourcentage d'*A. nerii* morts par des causes inconnues. Cette observation suggère, que la mortalité additionnelle loin de la route est due au « *host-feeding* » de la femelle d'*A. chilensis*. On a donc analysé la régression entre le pourcentage d'*A. nerii* contenant des stades immatures ou des trous de sortie du parasite (X) d'une part, et le pourcentage d'*A. nerii* morts (Y) d'autre part. Cette analyse est faite séparément pour chaque stade de la Cochenille en prenant pour unité les cinq moitiés d'arbres exposées de la même façon à la poussière. Pour le stade de préoviposition (Y_1) (fig. 1) cette régression répond à la formule $\hat{Y}_1 = 17,89 + 1,30 X$, avec $t = 8,49 *$, une variance expliquée r^2 de 0,68 et un s_b de 0,15. On peut conclure, que pour chaque œuf pondu par *A. chilensis* $1,30 \pm 0,15$ hôtes au stade de préoviposition sont tués par « *host-feeding* ». La distribution des points de la figure 1 démontre de plus, que cette relation est identique pour les différentes régions et les deux saisons.

De même, si la mortalité d'*A. nerii* au stade d'oviposition (Y_2) est comparée avec le pourcentage de parasitisme total (X) les 36 points forment une ligne droite de formule $\hat{Y}_2 = 4,07 + 1,07 X$, avec $t = 4,50 *$, $r^2 = 0,37$ et $s_b = 0,24$. L'interprétation est la même, notamment que $1,07 \pm 0,24$ *A. nerii* au stade d'oviposition sont tués pour chaque hôte parasité.

En ce qui concerne les jeunes stades d'*A. nerii*, la régression de la mortalité du deuxième stade sur le pourcentage de parasitisme n'est pas significative ($b = 0,40 \pm 0,32$ $t = 1,26$, $r^2 = 0,05$). D'autre part, la régression de la mortalité des

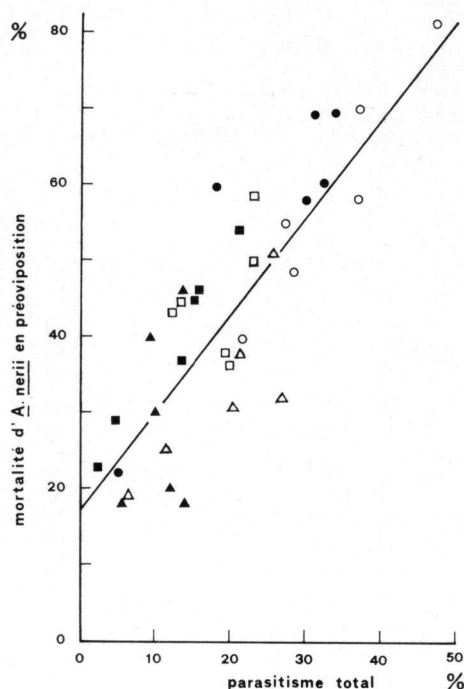


FIG. 1. — « Host-feeding » par *A. chilensis* sur *A. nerii* au stade de préoviposition. A Mothianà (o), Galatas (Δ) et Akrotiri (□), signes ouverts au printemps, signes fermés en automne. Chaque point représente un échantillon de cinq fois quinze feuilles.

premiers stades donne la formule $\hat{Y}_3 = 14,22 + 0,68 X$, avec $t = 3,03$ * $r^2 = 0,21$ et $s_b = 0,22$. L'interprétation de ce résultat est plus difficile, parce que les deux premiers stades d'*A. nerii* se développent vite, en 6 et 8 jours respectivement à 25 °C, 75 p. 100 H. R. au laboratoire. Ainsi les survivants de l'attaque prédatrice du parasite ne se trouvent plus au même stade, quand l'action reproductrice du parasite (larves, nymphes ou trous de sortie) est mesurée. Les stades de préoviposition et d'oviposition de la Cochenille par contre durent 45 et 36 jours au laboratoire, permettant ainsi l'évolution d'une génération complète du parasite, qui dure, à peu près 3 semaines, sur le même stade de l'hôte.

Conclusions

Ces observations montrent que l'importance des infestations d'*A. nerii* le long des routes est liée à la quantité de poussière. La mortalité de la cochenille augmente significativement lorsque la quantité de poussière diminue. Le pourcentage de parasitisme augmente lui aussi depuis la route jusqu'à l'intérieur du verger. Pour les stades de préoviposition et d'oviposition la mortalité d'*A. nerii* est liée directement au pourcentage de parasitisme. On conclut donc, que pour chaque œuf pondu la femelle d'*A. chilensis* tue par « host-feeding » 1,30 hôte au stade de préoviposition et 1,07 hôte au stade d'oviposition.

Expériences au laboratoire

La cochenille

Au laboratoire, il est possible de séparer l'influence de la poussière sur la cochenille d'une part et sur son parasite d'autre part. L'expérience permet plus particulièrement de mesurer la capacité des larves mobiles de se fixer sur des substrats recouverts de poussière.

Sur quatre petits oliviers avec une branche poussiéreuse et une branche propre soumis à une forte chute de larves mobiles d'*A. nerii*, la fixation sur vingt feuilles par branche était de l'ordre de 1,4 cochenilles par feuille propre contre 18,2 cochenilles par feuille poussiéreuse (dans les calculs en $\sqrt{x + 1}$ les deux moyennes étaient 1,55 et 4,38 avec 0,83 comme intervalle critique).

Dans les bandes de poussière sur courges, on comptait une infestation de 60,2 cochenilles par carré de 4 cm² contre 1,4 cochenille sur les 4 cm² de surface propre (t avec 38 d. l. = 7,88 *, calcul en $\sqrt{x + 1}$). Dans un autre essai, une seule cochenille se fixait sur 5 × 4 cm² propres, alors que sur les carrés couverts de poussière, neuf cent trente-quatre larves se fixaient et se développaient normalement.

Dans ces expériences de laboratoire, on a utilisé de la poussière en provenance d'une route non goudronnée. Si d'autres poudres, comme de la farine ou du talc, sont appliquées en bandes sur une courge, elles permettent une fixation forte, comparable à celle obtenue avec la poussière de la route (tabl. 6). L'infestation sur les courges traitées avec du talc est relativement forte dans les bandes témoins. Ce phénomène doit être attribué à des dépôts secondaires de cette poudre très fine, ce qui entraîne une fixation plus facile des larves mobiles dans les bandes dites propres. Un traitement des courges entières avec différentes poudres donne les fixations suivantes : avec farine 32,6 (a) cochenilles par 4 cm², talc 18,9 (a), poussière de la route 24,8 (a) et courges propres 3,1 (b) (évaluation sur 4 × 4 cm² par courge, 2 courges par poudre, intervalle critique en $\sqrt{x + 1}$, t_{Dunn} SE pour 6 comparaisons = 2,30). On observe que sur les courges propres la fixation est supérieure à celle obtenue dans les bandes propres, où les larves mobiles ont le choix du substrat. N'ayant pas d'autre alternative

TABLEAU 6

Fixation des larves mobiles sur courges contaminées
par différentes substances pulvérulentes appliquées en bandes
Une courge par substance, huit répétitions

Type de poudre	A. nerii fixées par 4 cm ²	
	bandes propres	bandes recouvertes de poudre
Farine	0,93 a	38, 82 b
Talc	20,53 b	41,25 b
Poussière de la route	0,10 a	27,41 b

Intervalle critique selon Scheffe S. SE = 2,99 (calculé en $\sqrt{x + 1}$).

sur les courges entièrement propres que la fixation, quelques larves réussissent quand même à s'implanter. Cette différence dans l'abondance des fixations entre surface lisse et recouverte de poudre est maintenant utilisée dans la routine des élevages de l'*Insectarium* de Chania : avant l'infestation des courges, celles-ci sont traitées avec du talc pour obtenir une meilleure fixation et une meilleure répartition des larves mobiles d'*A. nerii* à la surface des fruits.

Le parasite

En ce qui concerne l'activité des parasites sur hôte recouvert de poudre et sur hôte propre (tabl. 7), on observe que les femelles évitent les bandes de poussière aussi bien sur une petite que sur une grande courge, quelle que soit la variété. Lors des observations, tous les dix-neuf parasites immatures trouvés dans la poussière étaient vivants ; de même, parmi les quatre-vingt-sept parasites observés dans les carrés propres, deux seulement étaient morts. On conclut donc, que la poussière est répulsive pour la femelle du parasite, mais qu'elle n'influence pas le développement de ses œufs et de ses larves. Dans cette expérience les bandes de poussière étaient appliquées sur une population homogène de l'hôte. La différence de densités moyennes, des cochenilles susceptibles d'être parasitées entre les carrés poussiéreux et les carrés propres est loin d'être significative ($F = 3,30$, $F_{0,05} = 4,49$).

TABLEAU 7

*Parasitisme par A. chilensis sur une population homogène d'A. nerii
sur courges couvertes de bandes de poussière*

Traitement	Courge	<i>A. nerii</i> parasitables moyenne par 4 cm ²	Parasitisme actif p. 100	Moyenne p. 100
Poussière	grande ⁽¹⁾	17,4	12,5	13,6 a ⁽³⁾
	petite ⁽²⁾	14,4	14,7	
Propre	grande	28,0	41,3	39,2 b
	petite	22,6	37,0	

⁽¹⁾ Variété russe.

⁽²⁾ Variété israélienne.

⁽³⁾ Les deux moyennes en arc sin $\sqrt{p}$ sont 21,6 et 38,7 respectivement avec l'intervalle critique t. SE = 10,57.

La mortalité de tous les stades susceptibles d'être parasités d'*A. nerii* était de 10,7 p. 100 dans les bandes propres contre 10,3 p. 100 dans les bandes poussiéreuses. Etant donné ce faible pourcentage de mortalité dans les deux conditions on suppose, qu'aucune destruction par alimentation par les parasites n'avait lieu dans cette expérience.

Conclusions

De ces essais en laboratoire on peut conclure, que la poussière facilite la fixation des larves mobiles dans la proportion de treize à un sur olivier. Sur courge, ce rapport

dépasse quarante, si la larve mobile peut choisir entre des surfaces poussiéreuses et propres, mais il s'abaisse à six si aucun choix n'est possible. La fixation est facilitée de la même manière par d'autres poudres comme le talc et la farine. A densité d'hôtes identiques la femelle d'*A. chilensis* évite la poussière. Il en résulte un parasitisme qui est 2,9 fois supérieur sur hôtes propres. Comme dans les conditions naturelles du bord des routes, aucune influence de la poussière sur les parasites immatures n'est visible en laboratoire.

Discussion

Influence de la poussière sur la cochenille

La poussière a généralement une influence négative sur les insectes, parce que les petites particules qui la constituent gênent les mouvements et la respiration, et facilitent la perte en eau (Flanders, 1941). Mais, il a été observé également que les larves mobiles de *Lepidosaphes beckii* (Hulley, 1962) par exemple et aussi les acariens (De Bach, 1951) s'installent plus facilement en présence de poussière. C'est aussi le cas pour *A. nerii*, où la poussière offre directement un meilleur substrat pour la fixation des larves mobiles. Le mécanisme de cette fixation tient probablement au fait que les petites particules de poussières sont autant d'obstacles pour les larves qui se fixent à leur contact. En même temps, les stades immatures et les adultes d'*A. nerii* protégés par le bouclier sont épargnés de l'influence négative de la poussière. Cette dernière n'est pas seulement observée le long des routes, mais aussi dans des oliveraies traitées par poudrage contre d'autres ravageurs, comme *Margaronia* (*Glyphodes*) *unionalis* (Hbn.), *Prays oleae* Bern., etc... De plus, parmi les différentes variétés d'olivier, la variété Tsounati dans les conditions homogènes d'une oliveraie mixte, est trois fois plus sensible à l'attaque d'*A. nerii* que la variété Koroneiki (V. Alexandrakis, 1979 (*loc. cit.*)). Les feuilles de Tsounati ont une apparence vert argentée vis-à-vis de celles de Koroneiki qui sont d'un vert plus sombre. L'épiderme inférieur des feuilles des deux variétés est couvert de poils tecteurs, mais l'épiderme supérieur en contient un nombre réduit et par conséquent facile à compter. Ainsi, sur la face supérieure vingt-deux poils tecteurs en moyenne/mm² ont été dénombrés dans la variété Tsounati, alors que neuf le sont seulement dans la variété Koroneiki (F. Bigler, 1979 (1)).

Ces observations suggèrent qu'il s'agit toujours du même phénomène notamment d'une facilité de fixation due aux petites structures offrant une niche à la larve mobile. Comme la plupart des Diaspididae possède des biologies semblables (Beardsley et Gonzalez, 1975), la même facilité de fixation par les poudres pourrait jouer un rôle important dans d'autres espèces. A l'effet de la poudre s'ajouteraient alors les influences dues aux insecticides, à la physiologie de la plante-hôte, aux parasites, etc...

Influence de la poussière sur le parasite

Les Hyménoptères et dans ce cas, *A. chilensis*, sont très actifs et par conséquent très sensibles à l'influence négative de la poussière (Flanders, 1941). La capacité d'*A. chilensis*

(1) Bigler F., 1979, Die Bedeutung der Oleaster für den Befall von kultivierten Oliven durch die Olivenfliege (*Dacus oleae* Gmel.) in Westkreta. Thèse, Ecole Polytechnique Fédérale, Zürich, Suisse.

sis à limiter son hôte s'accroît ainsi du bord de la route jusqu'au centre des plantations, le taux de parasitisme moyen variant de 9,1 p. 100 dans les moitiés d'arbres face à la route jusqu'à 25,0 p. 100 à l'intérieur de l'oliveraie. On peut calculer, qu'un tel accroissement du parasitisme augmente la mortalité due au « host-feeding » de 11,8 p. 100 (soit $9,1 \times 1,30$) à 32,5 p. 100 chez les adultes en préoviposition, tandis que chez les femelles en oviposition, il varie de 9,7 p. 100 à 26,8 p. 100. Comme les mortalités causées par le développement du parasite d'une part, et par la destruction par alimentation aux moins des deux derniers stades de l'hôte d'autre part, s'additionnent, l'influence du parasite devient considérable. Ces observations correspondent à celles faites en Californie avec *A. melinus* DeBach sur *Aonidiella aurantii* (Mask.), où un parasitisme « actif » de 15-20 p. 100 était considéré par suite du « host-feeding » qui s'y rattache comme suffisant pour réduire la population de la cochenille (DeBach et al., 1971). En laboratoire, 44 p. 100 en moyenne de tous les *A. aurantii* tuées par *A. melinus* le sont par « host-feeding ». Chez *A. chrysomphali*, ce pourcentage varie entre 56 et 77 p. 100 selon la température (Abdelrahman, 1974). Dans le cas d'*A. chilensis* sur *A. nerii*, 70 p. 100 (soit $1,30 + 1,07/1,30 + 1,07 + 1$) de la mortalité causée par le parasite est attribuable à la destruction par alimentation. Comme la mortalité des stades immatures du parasite ne change pas dans le gradient de poussière, on peut conclure que la femelle sait distinguer dans sa recherche alimentaire entre les hôtes parasités et ceux qui ne le sont pas.

Interactions poussière-cochenille-parasite

En conclusion, la poussière influence le développement des populations de la cochenille de deux façons distinctes :

1) Elle offre un meilleur substrat pour la fixation des larves mobiles (densités en moyenne treize fois plus fortes), sans augmenter la mortalité des cochenilles déjà fixées.

2) Dans les conditions optimales de densité d'hôte où la moyenne de parasitisme sur tous les stades susceptibles d'être parasités atteint 25 p. 100, le « host-feeding » augmente de 33 p. 100 la mortalité des stades en préoviposition et de 27 p. 100 celle des femelles en cours de ponte. En l'absence de poussière, l'action d'*A. chilensis* est 2,75 fois supérieure à ce qu'elle est en bordure des routes.

A l'intérieur de l'oliveraie où il n'y a que peu de poussière sur les feuilles, cette facilité de fixation des larves mobiles manque. Le fait, que les populations d'*A. nerii* restent dans ces conditions constamment négligeables, laisse supposer indirectement que les antagonistes, et premier parmi eux, *A. chilensis*, sont responsables du maintien de ces populations au-dessous du seuil de nuisibilité. Une telle conclusion doit s'appuyer sur la réponse du parasite en fonction de la densité de l'hôte « density dependence » (Varley et al., 1973).

Au cours de l'expérimentation cette réponse s'observe au niveau de la moitié d'arbre entre les positions 2 A et 3 B, où le pourcentage de parasitisme se maintient constamment entre 23,2 et 25,0 p. 100 (tabl. 5), tandis que la densité de l'hôte s'abaisse de huit cent quatre vingt cinq (= antilog 2,947) à trois cent douze cochenilles par cent feuilles (tabl. 3). On peut donc tenter de conclure que dans le gradient de poussière

sière et de cochenilles, le parasite est capable de réagir proportionnellement à la densité de l'hôte à condition de ne pas être trop gêné par la poussière.

Reçu pour publication en mars 1979.

Remerciements

Ce travail a été exécuté à l'Institut des Plantes Subtropicales et de l'Olivier à Chania, Crète, Grèce dans le cadre du projet conjoint UNDP/FAO/Gouvernement de Grèce « Développement de méthodes de traitements de ravageurs et maladies pour l'Oléiculture ».

Nous tenons à remercier le directeur de cet Institut M. N. Psyllakis qui nous a procuré les moyens nécessaires à la réalisation de ce travail, ainsi que Mlles E. Birouraki et G. Votzaki pour leur aide technique méticuleuse. De plus nous remercions MM. V. L. Delucchi (Zürich) et S. Michelakis (Chania) pour les discussions stimulantes. Nos remerciements les plus vifs vont enfin à M. C. Bénassy (Antibes) pour ses conseils et pour son aide dans la rédaction du manuscrit.

Summary

The influence of road dust on Aspidiotus nerii Bouché (Hom., Diaspididae) and its main parasite Aphytis chilensis How. (Hym., Aphelinidae) on olives.

In three localities in Crete, Greece, the population densities and compositions of *A. nerii* and its parasite *A. chilensis* have been studied in the gradient of road dust which can be found in the first three lines of olive trees along unpaved roads. As the dust density decreases the population density of the scale diminishes from 23.0 to 3.1 scales per leaf, and stays at a very low level in the interior of the orchard. The proportion of scales killed by unknown causes as well as the percent parasitism increases from the road towards the interior. This scale mortality is attributed to the host-feeding activity of the female parasite. From a regression analysis it is concluded that 1.30 scales in the preoviposition stage, and 1.07 ovipositing scales are killed through host-feeding for each egg deposited by the parasite. The immature stages of the parasite are neither affected by dust nor by host-feeding.

From laboratory experiments where separate branches from potted olives were treated with road dust, it is concluded that dust allows a 13 times higher fixation of the crawlers. On squashes with dust bands, where the crawlers can choose the substrate, this value exceeds 40. This observation is now routinely used in the insectary to improve the fixation of the crawlers, namely by dusting the squashes with talc prior to infestation. Under equal scale densities the parasite prefers clean hosts over dusted ones by a factor of 2.9.

It is concluded that the high infestations along some roads are caused by dust which facilitates fixation of the crawlers. The resulting high population levels are maintained, because the activity of the parasites is reduced in the presence of dust. It is tentatively proposed that *A. chilensis* which is capable of maintaining 23-25 p. 100 total parasitism under scale densities ranging from 3.1 to 8.9 scales per leaf, is responsible for controlling its host through parasitism and host-feeding below an economic level in the interior of the orchard.

Références bibliographiques

- ABDELRAHMAN I., 1974. Growth, development and innate capacity for increase in *Aphytis chrysomphali* Mercet and *A. melinus* DeBach, parasites of California Red Scale, *Aonidiella aurantii* (Mask.), in relation to temperature. *Aust. J. Zool.*, **22**, 213-230.
- ALEXANDRAKIS V., NEUENSCHWANDER P., MICHELAKIS S., 1977. Influence d'*Aspidiotus nerii* Bouché (Homoptera, Diaspididae) sur la production de l'olivier. *Fruits* **32**, 412-417.
- BEARDSLEY J. W., GONZALEZ, R. H., 1975. The biology and ecology of armored scales. *Ann. Rev. Entomol.*, **20**, 47-73.
- BENASSY C., 1961. Contribution à l'étude de l'influence de quelques facteurs écologiques sur la limitation des pullulations de cochenilles-diaspines. *Ann. Epiphyt.* 12 hors sér., 157 pp.

- De BACH P., 1943. The importance of host-feeding by adult parasites in the reduction of host populations. *J. Econ. Entomol.* **36**, 647-658.
- De BACH P., 1951. The necessity for an ecological approach to pest control on Citrus in California. *J. Econ. Entomol.*, **44**, 443-447.
- De BACH P., ROSEN D., KENNETT C. E. 1971. Biological control of coccids by introduced natural enemies. In C. B. Huffaker (ed.), *Biological control*. Plenum, London, p. 165-194.
- DOUTT R. L., 1964. Biological characteristics of entomophagous adults. In : P. DeBach (ed.), *Biological control of insect pests and weeds*. Chapman and Hall, London, p. 145-167.
- FLANDERS S. E., 1941. Dust as an inhibiting factor in the reproduction of insects. *J. Econ. Entomol.*, **34**, 470-472.
- HULLEY P. E., 1962. On the behaviour of crawlers of the Citrus Mussel Scale, *Lepidosaphes beckii* (Newm.) (Homoptera : Diaspididae). *J. Entomol. Soc. S. Afr.*, **25**, 56-72.
- KIRK R., 1968. Experimental design : Procedures for the behavioral sciences. Brooks Cole Publ. Comp., Belmont, Calif. U.S., 577 p.
- NEUENSCHWANDER P., MICHELAKIS S., ALEXANDRAKIS V., 1977. Biologie et écologie d'*Aspidiotus nerii* Bouché (Hom., Diaspididae) sur olivier en Crète occidentale (Grèce). *Fruits*, **32**, 418-427.
- SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1967. Statistical methods, sixth ed., Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, U.S., 593 p.
- VARLEY G. C., GRADWELL G. R., HASSELL M. P., 1973. Insect population ecology an analytical approach. Blackwell Sci. Publ. Oxford, 212 p.
-

Application of a Juvenile Hormone Analogue on the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskål by different techniques

I. FAGOONEE (¹)

Laboratoire de Zoologie-Entomologie,
INA Paris-Grignon, 78850 Thiverval-Grignon

Summary

The originality of this paper lies in the treatment of a Juvenile Hormone Analogue (JHA) by the method of ingestion. Other techniques are also utilized, viz. injection of larvae, and topical application on eggs, larvae and adults. Whereas the technique of ingestion succeeds at pharmacologically high doses, topical application on the metaspiracle results in spectacular morphogenetic effects ; ecdysis is perturbed and death ensues. The action of the JHA is asymmetrical ; it is also an ovicide. Prothoracotropic, chromatotropic and gonadotropic effects are as well observed. Field application possibilities are discussed.

Introduction

Experimentation on Acridids by allatectomy, by implantation of compensatory or supernumerary *corpora allata* on the one hand, and treatment by natural or synthetic (JH-I, -II, -III) juvenile hormone and its analogues (Altozar, Altosid, FME and its derivatives, etc.) on the other hand, have given rise to numerous publications during the last 25 years or so. Juvenilising, prothoracotropic, gonadotropic, chromatotropic and cardiotropic effects are the main ones of the secretion of the *corpora allata* and the juvenile hormone analogues (JHAs).

Most of the investigations on the action of juvenile hormone (JH) and its analogues on locusts have been effected by directly injecting the product into the haemolymph. This technique (injection) and that of topical application of « juvenilising » substances are commonest on other orders of insects. Few authors have presented JH or its mimics by the technique of ingestion. *Bombyx mori* (L.) has been reared on a diet to which a JHA had been added (Murakoshi et al., 1972) ; Brieger (1973) and Plantevin

(¹) Present address : School of Agriculture, University of Mauritius, Réduit, Mauritius (Ile Maurice).

(1975) have studied the effect of other JHAs added to the food of *Galleria mellonella*. To the author's knowledge, the treatment of the food of locusts by JHAs has not been done.

It is quite obvious that the application of JHAs to locusts in the field would not be possible by individual injection. It would be easier to spray (liquid) or spread (microgranules) JHAs with convenient formulations (cf. Schaefer *et al.*, 1974, against mosquitoes) in the fields where locusts swarm or would swarm in their gregarious (*congregans*) phase. Consequently we have tested a JHA which Roussel and Perron (1974) have already used by injection to *Schistocerca gregaria*. The techniques here employed are (i) the treatment of a food substrate (ii) injection and (iii) topical application on the metathoracic spiracle of larvae and adults. In order to appreciate its ovicidal action, eggs were either topically treated or immersed in the JHA.

Material and methods

Schaefer *et al.* (1974) and Roussel and Perron (1974) have respectively shown that Altosid[®] (ZR 515 or Methoprene of Zoëcon Corp., Palo Alto, California) is a JH mimic acting efficiently on mosquitoes and *Schistocerca gregaria*.

The chemical structure of Altosid (isopropyl-11-methoxy-3,7,11-trimethyl dodeca-2,4-dienoate) approaches that of natural JH (JH-I, -II, -III). Technical Altosid (86.9 p. 100) assayed here was stored in a refrigerator at about 7 °C because of its thermolability (Schaefer *et al.*, 1974).

Schistocerca gregaria was reared in its gregarious phase in locust cages at a thermophotoperiod of 12 : 12 LD at 32°/28° and at 60-80 p. 100 R.H., on fescue grass (*Festuca* sp.) plus bran ; barm was added for adults.

Two categories of eggs were treated : those which had been kept at 20 °C for 33 days and those which were freshly deposited. The former were topically treated, the product being deposited by means of an Agla syringe mounted on an automatic Arnold micro-applicator. The latter were rapidly immersed in the prepared solutions. Two types of controls were established : the first type received no treatment at all, whereas the second received equal volumes of corresponding solvents.

Larvae of both 2nd and 5th instars were treated by ingestion by the common sandwich method ($n = 25$ larvae/treatment). Deposits of the JHA were effected on young leaves of fescue grass by the Agla syringe as above.

Young (aged 2-3 days) and older (7 days) 5th instar larvae and young female adults (1 day old), received topical applications, by the Agla syringe, on the left metaspiracle. The treated females ($n = 20$ /treatment) were kept with untreated males of the same age. The length of the developed oöcytes were measured at sexual maturity to appreciate any gonadotropic effect of the JHA.

Samples of 50 eggs were treated at doses of 50, 100 and 200 µg/g in either acetone or olive oil solution. Larvae treated by ingestion received 25, 75, 150 and 500 µg/g of Altosid diluted in olive oil. The spiracles received doses of 75 and 150 µg/g of a solution in olive oil. 5th instar larvae were injected with 150 and 300 µg/g of an oily solution ($n = 20$ /treatment).

Results

1. — Action on juveniles

Ingestion.

a. Treatment of 2nd instar.

The duration of postembryonic development (table I) shows a slight prolongation during the next three instars at all doses. The two doses, 25 $\mu\text{g/g}$ and 75 $\mu\text{g/g}$, seemed to be more effective, the former dose on the 4th and the latter on the 5th instar. This is further supported by their effect on the mortality (instarwise and globally), the weakest dose recording 40 p. 100 global mortality whereas only 16 p. 100 mortality was obtained at 150 $\mu\text{g/g}$. When the fresh weights of males and females (L_5) were considered, at the lower doses there was a slight decrease in body weight (20 to 46 mg) while treated at 150 $\mu\text{g/g}$, an increase in weight of about 145 mg was observed. No colour change was recorded.

TABLE 1

Duration (days) of larval instars treated by ingestion with Altosid at the 2nd instar.
The L_4 and L_5 instars are slightly prolonged. ($n = 25/\text{treatment}$)

Instar	Dose $\mu\text{g/g}$			
	0	25	75	150
3	3.0	3.5	3.5	3.5
4	4.70	5.35 **	4.87	4.95 *
	± 0.34	± 0.49	± 0.34	± 0.22
5	9.55	9.66	10.05 *	9.71
	± 0.32	± 0.13	± 0.49	± 0.42

** Significant increase at 1 p. 100 level of probability.

* Significant increase at 5 p. 100 level of probability.

b. Treatment of 5th instar.

Young L_5 locusts are very sensitive to JH treatments (Stockel, 1975). Our treatment by ingestion showed a slight significant difference in the duration of the instar (0.68 ($P < 0.05$), 0.63 ($P < 0.05$), and 0.32 ($P \sim 0.05$) day respectively at 25, 75 and 150 $\mu\text{g/g}$).

Only 6 p. 100 of treated individuals died. On the other hand, a slight chromatotropic effect was observed, the haemolymph becoming pale yellow for individuals having received 25 and 75 $\mu\text{g/g}$ Altosid. Ecdysis was normal.

But when a dose of 500 $\mu\text{g/g}$ was applied to old 5th instar larvae, 15 p. 100 of the individuals had their imaginal moults perturbed. Some died during ecdysis; others could not free their cephalothorax. Some still showed alary malformations with wings disposed at a 45° — angle to the abdomen, expressing typical morphogenetic effects. It should be noted that Roussel and Perron (1974) had obtained, by injection of

a dose corresponding to 250 $\mu\text{g/g}$ on L_4 larvae, 70 p. 100 abnormal imagoes with modified wings. Chromatotropic effects were observed on those adults which survived ecdysis; both sexes developed a precocious yellow pigmentation (day 2) which was more developed on the metathoracic legs, the head and the mandibles. This may signify a tendency towards the *solitaria* phase. Altosid is therefore effective by ingestion.

Injection.

No organ malformations resulted on injection of 150 and 300 $\mu\text{g/g}$ respectively. However, Roussel and Perron (1974) had obtained such morphogenetic deformities by injecting doses equivalent to 125 and 250 $\mu\text{g/g}$. But it should be noted that they had injected young L_4 individuals, whereas we have treated older (5-6 days) L_5 . Four adults (table 2) manifested an early tendency toward solitarisation at 300 $\mu\text{g/g}$, becoming green, and a reduction in black pigment distribution on the elytra was observed. The others were yellow and very yellow. In either case, two or three miniature adults of the size of L_5 were obtained, perhaps because of injection trauma.

TABLE 2

Injection of L_5 aged 5-6 days with Altosid, showing chromatotropic effects

Dosage ($\mu\text{g/g}$)	Size of Sample (n)	Death before moult	Characteristics shown on surviving adults on day 2			
			Green	Yellow	Yellow+++	Miniature adults
150	20	5	—	4	9	2
300	20	5	4	3	5	3

Topical application on spiracle II.

a. Chromatotropic effects.

At 75 $\mu\text{g/g}$, 80 p. 100 of imaginal moults were seriously perturbed, leading to death. The other 20 p. 100 moulted normally but showed a yellow to very yellow precocious pigmentation all over the body as from day 2. But at 150 $\mu\text{g/g}$, 33 p. 100 of the individuals moulted normally and also manifested a premature change in colour on day 2, the males were deep yellow, the female greenish yellow (on the abdomen).

b. Morphogenetic effects.

These were demonstrated by the perturbations of the ecdysis process.

At 75 $\mu\text{g/g}$.

In 40 p. 100 of the individuals, the neocephalothorax started its way out of the ex-cuticle, and the process stopped there. In the next 5 to 6 hours, the elytra, maintaining the same size as those of L_5 — therefore atrophied — changed to yellow. The distribution of pigment spots on the elytra was identical to that of normal adults. The posterior wings could not be liberated from their exuvium.

Among the other 40 p. 100, death ensued at different stages of the moulting process. In certain cases the posterior wings were completely liberated, but not the elytra. In

other cases the prothorax started its way out, and that was all. What was remarkable was that, among many victims, the wings and the metathoracic legs attempted to free themselves on the right side of the insect, whereas this was impossible on the left side.

The animal extended more on the right and curved to the left, in which position it died. In similar cases, the head and the right wings came out but not the left wings or the legs (metathoracic).

At 150 $\mu\text{g/g}$.

At this dose the effects were less spectacular than at 75 $\mu\text{g/g}$. The elytra and the posterior wings were short and very much deformed. In certain cases the head started making its appearance but not the left wing and the left hind leg, just as at 75 $\mu\text{g/g}$.

In brief, in almost all cases where death ensued during ecdysis, the body was totally paralysed on the treated left side.

2. — Action on Adults

Topical application.

Female adults treated on the left metathoracic spiracle were dissected on the 19th day. No chromatotropic effect was observed up to this age. The length of the most developed oöcytes (at the base of the ovarioles) was measured. Whereas the mean lengths of oöcytes of females treated at 75 and 150 $\mu\text{g/g}$ were respectively 1.40 (± 0.14) and 1.52 (± 0.15) mm, the oöcytes of control females were shorter (1.25 (± 0.51) mm only). That would imply a precocious oögenesis stimulated by Altosid. It is not known whether the eggs issued from treated females are viable or not.

Ingestion.

It should be noted that the precocity of sexual maturity manifested by colour change in very young adults issued from L_5 treated at 500 $\mu\text{g/g}$ was confirmed by a similar precocity of ovarian development.

3. — Action on eggs

Topical application.

The results are summarized on table III which shows (i) that both solvents exert similar ovicidal effects, and (ii) that eggs having received the JHA did not hatch at all, except at 50 $\mu\text{g/g}$ where an acetonic solution enabled 14 p. 100 hatch but these L_1 could not free their head and legs from their exuvium.

Treatment by immersion.

Eggs so treated were those freshly deposited and were therefore fragile for topical treatments. Here the eggs were more sensitive to acetone than to olive oil. Olive oil alone and olive oil plus Altosid (50 $\mu\text{g/g}$) enabled 20 and 18 p. 100 hatch respectively. At all concentrations oily solutions were more tolerated than acetonic solutions. Acetone is the better solvent, but it exerts an ovicidal action by itself.

In all cases, the incubation periods were prolonged by 1-2 1/2 days.

TABLE 3

P. 100 of eggs hatched after being treated topically (Top.) or by immersion (Imm.) with Altosid, and incubation period. () = p. 100 L₁ dead soon after hatching. There is a net ovicidal action. (n = 50 eggs/treatment).

Dosage (μ g/g)	No treatment		Solvent ^o		50		100		200	
	Top.	Imm.	Top.	Imm.	Top.	Imm.	Top.	Imm.	Top.	Imm.
Olive oil	76		22		0		0		0	
Solution (Ol.) ..		76		20		18		(2)		(2)
Acetonic	76		24		(14)		0		0	
Solution (Ac.) ..		76		12		0		0		0
Incubation period after.....			10 (Ol.)	12 (Ol.)	—	14 (Ol.)	—	14 (Ol.)	—	14 (Ol.)
Treatment (days)	9	12	10 (Ac.)	14.5 (Ac.)	—	—	—	—	—	—

Discussion

In the light of the results obtained, Altosid was found to be slightly antiprothoracotropic, chromatotropic, morphogenetic and ovicidal ; these effects were manifested at varying degrees by all the techniques used.

Ingestion

Treatment of L₂ by ingestion slightly prolonged (antiprothoracotropic action) the duration of the following instars, ranging from 0.17 to 0.65 day in the 4th instar. Perron and Roussel (1974) have shown a prolongation of 0.15-1.05 day for the same instar, using Altosid itself, whereas El-Refai *et al.* (1974) obtained a prolongation of 0.1 day only in this instar, using Altozar (ZR-512, hydroprene, or ethyl-3,7,11-trimethyl dodeca-2,4-dienoate, of Zoëcon Corp., Palo Alto, Calif.) with similar action to Altosid. Lower concentrations were more effective, thus confirming the results of Roussel and Perron. This was also true with regards to the lethal effect of the product during the postembryonic development and on the treated 5th instar. These results are therefore comparable with those of other authors who had, however, employed the injection technique.

But it was the highest concentration (500 μ g/g) which, by ingestion, had the greatest effect from morphogenetic and chromatotropic standpoints. This is a rather pharmacological concentration, to which our attention had already been drawn by Joly (1965) who reported such effects at very high concentrations of *Cecropia* oil and FME (Farnesyl Methyl Ether) on *Locusta migratoria*.

What is new here is that we provide an indirect proof of Altosid passing across the intestinal wall to enter the haemolymph. When radioactive *Cecropia* JH is injected

into the haemolymph of *Locusta migratoria*, it is excreted into the gut mainly by the Malpighian tubules, and partly by the rectal papillae, whereas the mesenteron excretes only traces of it (Erley *et al.*, 1975). Therefore, we may think that, by the inverse route, Altosid would cross the epithelial cells of the Malpighian tubules and the rectal papillae to enter the haemolymph. Erley *et al.* suggested that the epithelial cells could either actively excrete the hormone or passively allow the product to cross owing to lipophilic properties of the JH. We would rather think of a passive action because :

(i) the product utilized here, being itself oily, was dissolved in olive oil. Altosid could have crossed the mesenteron wall itself for lipids are absorbed there into the haemolymph, and

(ii) permeability is possible in both directions if we admit that Altosid has taken the inverse route.

It should be noted that olive oil by itself has no action, either by injection or by ingestion on *G. mellonella* (Plantevin, 1975). But according to Carlisle and Ellis (1968), olive oil is not an inert JH carrier in locusts, for it may increase the nuclear size of prothoracic gland cells (in *S. gregaria*).

Topical application

So far no topical treatment of a JHA on Acridid spiracles has been reported. We have been able to obtain morphogenetic (interrupted or impossible moults, alary morphologies seriously perturbed, miniature adults) and chromatotropic effects by treatment on the metaspiracle. It is not known if the trachea by aspiring air could have carried along some JHA to the brain, but what is certain is that the product exerted its effect at the immediate site of its deposit.

This was demonstrated by the treated larvae which were able to moult (liberating their legs and partly their wings) *only* on the side opposite the site of application, whereas on the left side ecdysis was totally blocked.

Dissection of the thoracic tracheal system of locusts showed that the connections between the right and the left sacs were completely obliterated ; therefore they are completely independent symmetrical respiratory systems.

Moreover the thoracic air sacs aerate the alary muscles and the legs. JH or JHA treatments may induce muscular degeneration in diapausing insects (absence of endogenous JH) by increasing the activity of acid phosphatases and other lysosomal enzymes (cf. *Dendroctonus pseudotsugae* and *Ips confusus* — Sahota, 1975). Besides, Altosid has been shown to induce dystrophic changes in thoracic and abdominal musculature, thus inhibiting adult emergence in *Sarcophaga bullata* (Palaniswamy and Sivasubramanian, 1977). It is therefore possible that a similar condition prevailed here for at the moment of treatment (aged L_5) endogenous JH had disappeared from the haemolymph, and Altosid would impair normal muscular differentiation and organisation to prevent adult emergence.

On the other hand, similar treatments of immature female adults (12-24 H) had a positive gonadotropic effect ; the oöcytes were more developed at the beginning of sexual maturity. This would signify that *either* (i) Altosid had acted on the brain to activate the *corpora allata* thereby stimulating precocious oögenesis, for JH, by suppressing lipogenesis, stimulates protein synthesis for vitellogenesis in *S. gregaria* (Hill

and Izatt, 1974) or (ii) the product had diffused into the haemolymph across the exo- and endocuticle or across the tracheal cuticular intima, to reach the adipose tissue and the ovaries.

These two possibilities might exist, the more so as there was no differential effect on either the left or the right ovary. There was no immediate local effect neither. On the 1st day of adult life endogenous JH appears and disappears rapidly (Johnson and Hill, 1973). Therefore Altosid did not show any immediate effect but since it persisted for a longer time, it manifested itself on the ovaries and the pigmentation. True to this, the oil incorporated within the cuticle slowly liberated the product into the haemolymph (Patterson, 1973) hence a prolonged action of the mimic.

Injection

The chromatotropic effect obtained on the first days of adults issued from injection of aged L_5 is proof enough that the product had a prolonged half-life in the haemolymph and overdosed the endogenous JH titre at the beginning of adult life, this being indicated by the change of coloration from yellow to green. Similar observations were recorded by Roussel and Perron (1974).

Ovicidal action

Altosid exerts a net ovicidal action. It has previously been reported by Nemec (1971) and Stockel (1975) that freshly deposited eggs of locusts when treated by JH and JHAs have their embryogenesis blocked. Our results show that the effect is similar for freshly deposited eggs and those which have remained for a month at a low temperature. This signifies that Altosid would act both at the beginning and during embryonic development. The LD_{50} and LD_{90} have to be determined.

In addition, the solvents have a noxious effect on the eggs (or the embryos). Olive oil is not an inert exogenous JH carrier. Acetone would render the chorion permeable by probably modifying the serosal layer.

Conclusion

The following conclusions may be drawn from the foregoing :

- (1) Altosid is effective by the technique of ingestion, though pharmacological concentrations seemed to produce better results ;
- (2) The time of treatment by ingestion either at the beginning or at the end of the last instar has important effects ;
- (3) Topical application on the metaspiracle is a very demonstrative technique for morphogenetic and lethal effects ; similar applications on other spiracles have to be effected in order to appreciate any differential effects, especially if abdominal spiracles near the ovarian region are treated ;
- (4) The technique of injection confirms other authors' works ;
- (5) The treatment of eggs gives positive results and the solvent itself plays a role.

Since Altosid is effective against *S. gregaria* by all the techniques used, field applications may be recommended. During spraying operations, droplets will fall on the individuals (topical action) ; when the treated vegetation will be consumed by the locusts, the JHA will act by ingestion. The product may even percolate into the ground and exert its ovicidal effect. Microgranule formulation (Schaefer *et al.*, 1974) may prolong its residual activity and facilitate application. It is true that no spontaneous results can be obtained as with insecticides, but the overall result is a decrease of the reproductive potential. The ideal would be to incorporate Altosid in an integrated locust pest management programme, and if possible, to apply it during the *solitaria* phase when the population density is low. Besides Altosid has a 'solitarising' effect and could prevent swarming.

However several physiological mechanisms have yet to be clarified, namely the mode of action of JHA by ingestion, the site(s) of absorption into the haemolymph, the effective physiological concentration. Histological techniques would elucidate its action on alary muscles and during embryogenesis. Perhaps the technique of incorporating metabolically stable fluorescent substances, proposed by Mayer and Bridges (1976), to IGR (Insect Growth Regulators) or to JHAs could be exploited.

Reçu pour publication en mars 1979.

Résumé

*Application d'un Analogue de l'Hormone Juvénile sur le criquet Pélerin
Schistocerca gregaria Forskäl effectuée par différentes techniques*

L'originalité de ce travail repose sur le traitement par un analogue de l'Hormone Juvénile (AHJ) au moyen de la technique dite d'ingestion. D'autres méthodes ont également été retenues, soit l'injection des larves, soit l'application topique sur les œufs, les larves et les adultes. Alors que la technique d'ingestion est efficace aux doses pharmacologiques, l'application topique au niveau du métastigmate thoracique se manifeste par des effets morphogénétiques spectaculaires ; la métamorphose est perturbée et la mort s'ensuit. L'AHJ intervient de façon asymétrique ; le produit serait aussi un ovicide. Des effets prothoracotropes, chromatotropes et gonadotropes sont aussi observés. Les possibilités de lutte sur le terrain sont envisagées.

Acknowledgements

My grateful thanks to to Prof. G. Streblor of the Institut National Agronomique, Laboratoire de Zoologie-Entomologie, Paris-Grignon, for having made this work possible and for his invaluable guidance. I am also indebted to late Prof. J. R. Le Berre and to Dr. G. Laugé of Université de Paris XI for their apposite advice.

References

- BRIEGER G., 1973. Juvenile hormone analogue in diet of the waxmoth *Galleria mellonella*. *Naturwissenschaften*, **60**, 261.
- CARLISLE D. B., ELLIS P. E., 1968. Insect hormones : Olive oil is not an inert vehicle for hormone injection into locusts. *Science*, **162**, (3860), 1393-1394.
- EL REFAI A. *et al.*, 1974. Hormonal action of two biologically active compounds in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Ent. exp. appl.*, **17**, 348-354.
- ERLEY D. *et al.*, 1975. Excretion of Juvenile Hormone and its metabolites in the locust, *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, **21**, 61-70.

- HILL L., IZATT M. E. G., 1974. The relationships between corpora allata and fat body and haemolymph lipids in the adult female desert locust. *J. Insect Physiol.*, **20**, 2143-2156.
- JOHNSON R. A., HILL L., 1973. The activity of the corpora allata in the 4th and 5th larval instars of the migratory locust. *J. Insect Physiol.*, **19**, 1921-1932.
- JOLY P., 1965. Réactions de *Locusta migratoria* aux substances jувénilisantes. In : *Conf. Eur. Comp. Endocrin., Abstrs.*, 3 rd., 53.
- MAYER R. T., BRIDGES A. L., 1976. Fluorescent Insect Growth Regulators : A new tool for insect physiologists. *J. Insect Physiol.*, **22**, 515-520.
- MURAKOSHI S. et al., 1972. Increase in silk production by the silkworm *Bombyx mori* L. due to oral administration of a juvenile hormone analog. *Agric. Biol. Chem.*, **36**, 695-696.
- NEMEC V. 1971. Effects de certains analogues de l'hormone jувénilе sur deux espèces de criquets : *L. migratoria migratorioides* et *S. gregaria*. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **112**, 511-517.
- PALANISWAMY P., SIVASUBRAMANIAN P., 1977. Action of a juvenile hormone analogue, Altosid, Insect Growth Regulator, on the morphogenesis and adult eclosion of the fleshfly, *Sarcophaga bullata*. *Ent. exp. appl.*, **22** (2), 141-146.
- PATTERSON J. W., 1973. The effect of persistence of juvenile hormone mimics on their activity on *Rhodnius prolixus*. *J. Insect Physiol.*, **19**, 1631-1637.
- PLANTEVIN G., 1975. Contribution à l'étude de la biologie de *Galleria mellonella*. Action de l'hormone jувénilе et de certains de ses mimétiques au niveau de l'organisme entier. *Ann. Zool.-Ecol. Anim.*, **7**, 441-476.
- ROUSSEL J. P., PERRON J. M., 1974. Action des substances mimétiques de l'hormone jувénilе sur *Schistocerca gregaria* Forsk. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **115**, 251-262.
- SAHOTA T. S., 1975. Effects of juvenile hormone on acid phosphatases in the degenerating flight muscles of the Douglas fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae*. *J. Insect Physiol.*, **21**, 471-478.
- SCHAEFER C. H. et al., 1974. Insect developmental inhibitors : formulation research on Altosid. *Proc. papers 42nd Ann. Conf. Calif. Mosq. Contr. Ass., Inc.*, Feb. 24-27, 140-145.
- STOCKEL J., 1975. Les analogues de l'hormone jувénilе ou régulateurs de croissance chez l'insecte. Possibilités d'applications dans la lutte contre les espèces nuisibles. *Ann. Zool.-Ecol. Anim.*, **7**, 91-118.
-

Données biologiques sur *Rhagium inquisitor* L. (Coleoptera Cerambycidae)

G. RAOUL DE PONTIVY

Station de Zoologie Forestière,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
Avenue Vivaldi 84000 Avignon

Résumé

A la faveur d'une relative abondance de l'espèce dans certains peuplements de Pin maritime dépérissants, une étude particulière sur *Rhagium inquisitor* L. (Col. Cerambycidae) a permis de préciser quelques aspects de sa biologie.

— Dans les conditions naturelles du Sud de la France, l'adulte émerge très tôt en saison (février-mars). Le cycle biologique est biennal. L'aspect du dernier segment abdominal permet de distinguer nettement les sexes. Le rapport numérique des sexes est voisin de l'unité.

— Les élevages dans la nature et au laboratoire mettent en évidence la nécessité pour la femelle de se nourrir préalablement à toute activité de ponte. Des accouplements multiples et répétés sont nécessaires au maintien de cette activité. La fécondité moyenne, en élevages de laboratoire a été très élevée (295 œufs) mais demeure très variable (entre 24 et 776) selon les individus. Selon les résultats de ces élevages, le nombre de stades larvaires est de cinq et il semble en être de même dans les conditions naturelles. La survie et la fécondité des adultes sont considérablement stimulées par un apport de nourriture glucidique (sirop de glucose) et protidique (pollen). Cependant, aucune précision n'a pu être apportée sur le régime alimentaire réel de l'imago dans la nature. De même le milieu d'élevage utilisé, stimule considérablement la vitesse de développement larvaire par rapport aux conditions naturelles.

1. — Généralités

Au cours des études réalisées ces dernières années sur le « Dépérissement » du Pin maritime à *Matsucoccus feytaudi* Duc., l'intervention d'un cortège de nombreuses autres espèces, a été mise en évidence. (Carle, 1973, Raoul de Pontivy 1978). Il s'agit surtout de ravageurs « de faiblesse », Scolytides, Buprestides, Cerambycides, à développement sous-cortical.

D'une façon générale, *R. inquisitor* est assez peu représenté dans ce cortège. Toutefois, il s'est trouvé particulièrement fréquent dans certains peuplements périphériques des Maures : Forêts de Janas près de Toulon, Vaugrenier près de Nice et surtout Mazaugues près de Brignoles (Var), où son abondance relative ressort nettement des inventaires faunistiques. Ceci, joint à la pauvreté des renseignements biolo-

giques disponibles sur l'espèce, a suscité une étude particulière en vue de rechercher des précisions sur son cycle et sa biologie.

Selon Joly (1976), quatre espèces de *Rhagium* existent en France :

R. mordax Deg., *R. sycophanta* Schrenk., *R. bifasciatum* F. et *R. inquisitor* L. Les deux premières espèces sont considérées comme s'attaquant surtout à des essences caducifoliées. Les deux dernières sont réputées exclusives des résineux.

R. inquisitor est signalé dans toute l'Europe et en Amérique du Nord (Joly, 1975), généralement sur conifères *Picea*, *Abies*, *Pinus* et même *Cedrus*.

La bibliographie sur *Rhagium inquisitor* est extrêmement succincte : la diagnose des sexes, le régime alimentaire de l'adulte et le nombre de stades larvaires, en particulier, ne sont nulle part précisés. Les études concernant les larves ont été effectuées à partir d'animaux prélevés sur arbres morts, et aucune méthode d'élevage n'a, à notre connaissance, été mise au point. Riba (1976) utilise des milieux alimentaires, mais seulement pour des durées relativement brèves, à l'occasion d'études sur le transit intestinal. Il indique d'ailleurs « ne pas connaître de méthode d'élevage de *Cerambycides* sur milieux artificiels assurant une croissance maximale des individus ». Il existe, précisément, plus de détails sur la digestion et le transit intestinal des larves (Riba *ibid.*, Levatidou 1971) : celles-ci, cantonnées à la région sous-corticale des fûts, se nourrissent au début de leur développement d'un liber peu altéré, riche en glucides solubles. Par la suite, leur équipement enzymatique important et varié leur permet d'utiliser aussi des aliments très dégradés par des fermentations et des décompositions successives.

2. — Observations dans la nature

2.1. — L'adulte. Dimorphisme sexuel. Rapport numérique des sexes

L'adulte mesure de 12 à 15 mm, les élytres sont recouverts d'une pilosité gristâtre sur laquelle se détachent deux taches discontinues, noires, glabres, orientées transversalement ainsi que quelques taches de même nature, mais plus petites et disséminées. Les sexes diffèrent peu extérieurement, la taille du mâle étant cependant un peu plus réduite. Plus qu'au niveau de la taille, c'est au niveau du cinquième et dernier segment abdominal que le dimorphisme sexuel chez *R. inquisitor* s'extériorise nettement :

— Chez le mâle, le dernier segment est environ trois fois plus large que long (fig. 1).

— Chez la femelle, il prend une forme nettement plus allongée, il est environ deux fois plus large que long (fig. 2).

Sur cinq cent quarante-neuf adultes, issus au laboratoire de deux lots de rondins prélevés dans les conditions naturelles peu avant émergence, nous avons recensé deux cent trente mâles et deux cent dix-neuf femelles, soit un rapport numérique moyen des sexes de 1,06 mâle pour une femelle, avec les fluctuations suivantes : 1,03 et 1,10 selon les lots. On peut considérer que le rapport numérique des sexes est voisin de 1.

FIG. 1. — *Rhagium inquisitor* L. :
détail du dernier segment abdominal chez
le mâle.

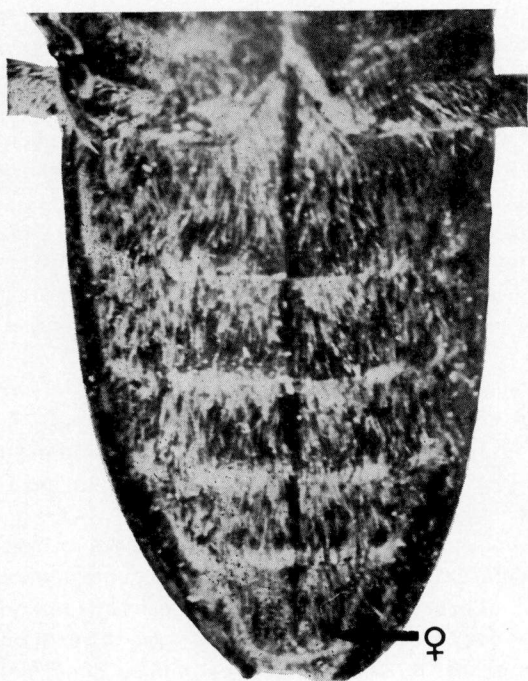
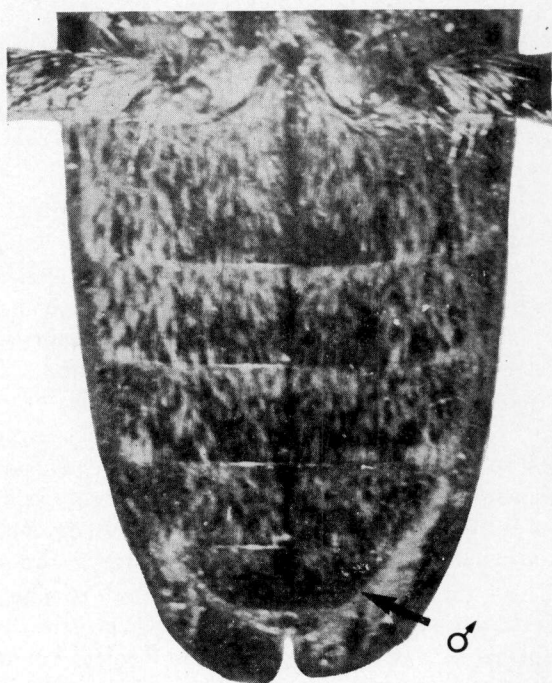


FIG. 2. — *Rhagium inquisitor* L. détail
du dernier segment abdominal chez la
femelle.

2.2. — Cycle biologique

D'après les renseignements bibliographiques (Dourojeanni et Falisse 1970, Dourojeanni 1971, Levatidou 1971, Heinrich 1962, Prell 1927, Linsley 1959, par exemple) et d'une façon assez générale :

— Les pontes ont lieu en période estivale, sur les bois dépérissants, morts, ou encore sur les souches.

— Les galeries larvaires sont isolées ; elles rayonnent parfois à partir du point de dépôt des œufs, puis se développent de façon plus ou moins sinueuse. Limitées à la partie libérienne du tronc, les galeries n'impriment que peu ou pas l'aubier et les déjections n'incluent jamais de copeaux de bois, comme chez d'autres espèces, telles *Criocephalus syriacus* et *Criocephalus polonicus*.

— La nymphose a lieu dans une logette ovoïde de 3 à 4 cm de long, aménagée, entre l'écorce et l'aubier, délimitée latéralement par de nombreuses et longues fibres de bois découpées par la larve de dernier âge. Les nymphes se forment en période pré- ou post-hivernale, 2 ans après la période de dépôt des œufs pour les plus précoces, 3 ans après pour la fraction de population restante.

— La période de mue imaginale est, comme la nymphose, étalée dans le temps. Certains adultes apparaissent avant les premiers froids et hivernent alors dans leurs logettes de nymphose ; d'autres se forment l'année suivante, peu avant la période d'émergence printanière.

Nos propres observations confirment la plupart de ces données. Nos expériences de mise en éclosoir dans la nature tendent à démontrer que, sous climat méditerranéen, le cycle biologique de l'espèce est biennal. En effet, un premier éclosoir, garni durant l'hiver 1968 avec des tronçons d'arbres morts dans l'année et maintenu dans la nature, laissait éclore diverses espèces (*Pissodes notatus*, *Orthotomicus erosus*, *Blastophagus destruens*, etc...) au courant de l'année 1969 mais aucun *R. inquisitor* : et ce n'est qu'en 1970, entre le 4 mars et le 10 avril, qu'étaient récoltés quatre individus seulement de cette espèce (Mazaugues). La faiblesse de cet effectif nous incitait à reprendre l'expérience au printemps 1974 avec, cette fois, des bois morts depuis 2 ans. Ceux-ci présentaient d'ailleurs déjà, lors de la mise en expérience le 10 mars, des orifices récents de sortie de *Rhagium*. Les éclosions, au nombre de vingt-quatre, se sont poursuivies jusqu'au 2 avril. Le total des orifices de sortie dénombrés fut de quarante-neuf (pour un volume de troncs d'un peu moins d'un stère). Cette année là, par conséquent, 50 p. 100 des émergences se trouvaient réalisées le 10 mars.

Les émergences de cette espèce sont donc très précoces. Ce qui est confirmé par l'observation directe : nous avons en effet pu voir, notamment à Mazaugues, *R. inquisitor* se déplacer par beau temps, dès fin février. Il reste, en revanche, que parmi les xylophages liés au dépérissement du Pin maritime, il est l'une des espèces au développement le plus long dans la nature.

Nos observations sur les deux boisements de Mazaugues et de Vaugrenier — situés en conditions éoclimatiques différentes — mettent, d'autre part, en évidence en ce qui concerne le site de ponte sur l'arbre de cette espèce, une fréquentation quasi exclusive de la partie inférieure des troncs, caractérisée par une fissuration accentuée du rhytidome, soit, pour les arbres que nous avons examinés, générale-

ment le quart inférieur du fût, les circonférences variant de 20 à 40 cm pour des arbres d'environ 25 ans d'âge.

A ce niveau, *R. inquisitor*, se trouve en compétition avec notamment, *Criocephalus syriacus* Reitter (*Cerambycidae*), *Pissodes notatus* F. (*Curculionidae*) et *Orthotomicus erosus* Woll. (*Scolytidae*).

Pour préciser le cycle dans les conditions naturelles, nous avons tenté, en mars 1973, l'élevage sous cage grillagée (cubique de 1 m d'arête) à partir d'imagos fraîchement émergés, en leur offrant des rondins d'assez gros calibre, à rhytidome fissuré, d'aspect semblable à ceux sous l'écorce desquels nous avons observé les populations les plus importantes. D'autre part, dans l'ignorance complète où nous étions du régime alimentaire imaginal, nous avons mis à leur disposition des rameaux feuillés de pin maritime fraîchement coupés comportant, notamment, les fleurs mâles en pleine pollinisation. Ces rameaux étaient renouvelés hebdomadairement. Cette tentative échoua complètement ; tous les adultes moururent dans les 15 jours, sans qu'aucune morsure nutritive puisse être décelée. Aucune trace d'un quelconque développement larvaire ne put être observée sur les rondins mis à disposition de l'insecte et ce, même plus de 1 an après le début de l'expérience. Il semble donc, qu'une nutrition de maturation soit nécessaire à la ponte, comme à la survie de l'insecte, ce que confirmeraient bien d'ailleurs les élevages en laboratoire (cf. *infra*). D'autre part, il apparaît nettement que les aliments offerts dans ces expériences ne sont pas adéquats.

3. — Données biologiques d'élevage

3.1. — Méthodes d'élevage

3.11. Obtention des adultes.

Des rondins infestés sont prélevés dans la nature et placés dans des éclosoirs constitués d'une charpente parallélépipédique. Sur l'une des faces est fixée l'ossature d'un tronc de pyramide à quatre côtés. La face opposée est munie d'une porte coulissant verticalement. Cette armature est tendue d'un fin grillage noir. Le dispositif de capture proprement dit est constitué d'un cône en polyéthylène transparent coiffé d'une boîte de même nature. Fixé au sommet du tronc de pyramide, et placé face à une source lumineuse. Le tout est maintenu au laboratoire à $20^{\circ} \pm 2^{\circ}\text{C}$ et 70-75 p. 100 d'H. R.

3.12. Elevage des imagos et obtention des pontes.

Les élevages d'imagos sont effectués dans des boîtes en polystyrène transparent de dimensions $25 \times 12,5 \times 6,5$ cm, aérées par deux trous de 4 cm de diamètre pratiqués sur le couvercle et obturés d'un grillage en laiton. Le fond est tapissé intérieurement d'un carton cannelé permettant à l'insecte de s'agripper pour se retourner en cas de chute sur le dos. La boîte contient un rondin destiné à recevoir les pontes.

Dans un premier temps, quatre régimes alimentaires furent expérimentés à raison de six boîtes d'élevage par régime, contenant chacune deux couples d'insectes et un rondin pour recevoir les pontes éventuelles, et qui était changé tous les 7 jours soit :

- série A : (témoin) diète totale,
- série B : eau seule,
- série C : eau glucosée (sirop de glucose saturé),
- série D : eau glucosée et pelotes de pollen ⁽¹⁾.

TABLEAU 1

Rhagium inquisitor : longévité des imagos selon le régime alimentaire à 20 °C
(effectif initial par série, 12 mâles, 12 femelles)

Expérience		Nombre cumulé d'insectes morts après :										
		7 j.	14 j.	21 j.	28 j.	35 j.	42 j.	49 j.	56 j.	63 j.	70 j.	77 j.
Témoin (Série A)	Mâles	7	12									
	Femelles	8	12									
Eau (Série B)	Mâles	2	5	5	12							
	Femelles	1	7	7	12							
Eau glucosée (Série C)	Mâles	1	3	3	3	4	11	12				
	Femelles	0	0	0	1	3	12					
Eau glucosée + Pollen (Série D)	Mâles	0	0	0	0	1	7	7	7	7	7	12
	Femelles	0	0	0	0	1	3	4	4	5	8	12

Les liquides sont offerts au moyen d'une mèche de coton hydrophile émergeant d'une boîte réservoir de 2 cm de diamètre de 1 cm de haut.

Après 14 jours, les pontes dans les séries C et D débutent simultanément et ne cessent qu'en l'absence de mâles. Il semble que la présence du mâle, donc la possibilité d'accouplements multiples, soit nécessaire au maintien de l'activité de la ponte. Les œufs sont généralement déposés isolément dans les anfractuosités du rhytidome mais aussi parfois de façon groupée (huit à douze œufs déposés côte à côte) et à la surface même de l'écorce. Le tableau 1 retrace la survie des insectes dans cette expérience à 20 °C ; elle est identique pour chacun des sexes, et en moyenne de 2 semaines pour le lot témoin, de 4 semaines avec l'eau seule, de 7 semaines avec un sirop de glucose, et de 11 semaines si l'on complète ce dernier régime de pelotes de pollen.

Dans un second temps nous avons étudié les effets de la température : nous avons disposé à diverses conditions (5, 10, 15, 20, 22 ± 2 °C, 25 et 30 °C) des adultes de *R. inquisitor* à raison d'un couple par boîte et de trois répétitions pour chacune de ces températures. Chaque boîte renfermait un rondin pour recevoir les pontes, un rameau feuillé de Pin maritime, des pelotes de pollen et une mèche imprégnée d'un sirop saturé de glucose (régime D ci-dessus). Aux températures extrêmes, la ponte fut nulle ; mais tandis qu'à 5 °C les insectes vivaient encore au bout de 6 mois, la mortalité était totale en 7 jours à 30 °C. Aux températures intermédiaires (15, 20, 22 et 25 °C), les pontes débutèrent respectivement, les 30^e, 10^e et 5^e jour. La longévité des insectes

⁽¹⁾ Pollen de la région provençale « toutes fleurs dont cistes » aimablement procuré par la Station d'Apiculture de l'I.N.R.A., Avignon.

oscilla entre 30 et 45 jours (relevés hebdomadaires). Concernant l'alimentation, les observations corroborent celles effectuées dans la nature, à savoir que les pseudophylles et les rameaux sont dédaignés par l'insecte. En revanche, les pelotes de pollen et la mèche humide sont souvent visitées par les adultes, qui semblent d'autre part plus actifs en lumière du jour tamisée qu'à l'obscurité.

Ces résultats, encore qu'obtenus sur un nombre réduit d'insectes, nous ont amené à arrêter, pour la suite, les conditions suivantes pour l'obtention des œufs : température 22 ± 2 °C, humidité relative 70-75 p. 100, lumière du jour tamisée.

3.13. *Elevage des larves.*

Les œufs déposés sur les rondins sont prélevés avec le morceau d'écorce auquel ils adhèrent et placés à 22 ± 2 °C sur un grillage de laiton maintenu sur fond noir. Les larves, de couleur claire se distinguent aisément dès la naissance. Elles sont régulièrement prélevées à l'aide d'un pinceau fin puis déposées isolément dans une encoche ménagée à la surface d'un milieu artificiel coulé dans une boîte de 3 cm de diamètre et de 1 cm de haut, à raison d'une par boîte. Le tout est placé en étuve à 25 °C.

Le milieu utilisé est celui mis au point par Carle (1969) et utilisable pour de nombreuses espèces de larves de xylophages des Pins. Sa composition est la suivante :

Eau distillée	700 g
Support : Agar Agar	50 g
Cellulose	25 g
Substances nutritives :	
Levure de bière	30 g
Liber frais de Pin maritime séché et pulvérisé	150 g
Antiseptiques : Nipagine	3 g
Acide benzoïque	2 g

Il est possible dans ces conditions d'obtenir la totalité du développement post-embryonnaire, nymphose et mue imaginale incluses.

3.2. — *Résultats*

3.21. *Fécondité des femelles dans les conditions expérimentales.*

Dès leur émergence, vingt neuf couples furent placés isolément à 22 ± 2 °C, en lumière du jour tamisée, en présence du régime (D), ci-dessus et d'un rondin destiné à recevoir les pontes. Compte-tenu de la nécessité probable d'accouplements répétés, il était créé, parallèlement, un élevage de mâles pour remplacer les mâles éventuellement morts, par des insectes de même âge ayant émergé en même temps. Treize femelles sont mortes dans les 7 jours qui ont suivi la mise en élevage, sans avoir pondu. Les résultats, relevés tous les 7 jours pour les femelles survivantes, sont consignés au tableau 2. Confirmant les observations effectuées à l'occasion de la mise au point des élevages, ils mettent en évidence la nécessité pour la femelle d'une nutrition de maturation pendant 7 à 14 jours dans nos conditions d'élevage et, sans doute, la nécessité d'accouplements multiples car, en l'absence de mâle, la ponte cesse.

TABLEAU 2

Rhagium inquisitor : Fécondité en élevage

Couple N°	Longé- vité en jours	Nombre d'œufs déposés entre deux relevés consécutifs												Total
		7 j.	14 j.	21 j.	28 j.	35 j.	42 j.	49 j.	56 j.	63 j.	70 j.	77 j.	84 j.	
1	28	0	0	92	0									92
2	28	0	0	22	63									85
3	35	0	151	218	249	67								685
4	35	0	52	51	57	6								166
5	35	0	0	0	24	0								24
6	35	0	0	18	142	0								160
7	42	0	167	311	67	37	0							582
8	42	0	8	45	14	0	0							67
9	42	0	0	28	213	1	0							242
10	49	0	0	2	2	81	0	0						85
11	49	0	17	343	249	28 *	0 *	139						776
12	56	0	34	107	95	93	72	20	0					421
13	70	0	0	0	0	0	12	8	0	68	0			88
14	70	0	107	73	8	299	11	0	0	0	0			498
15	70	0	0 *	39	0 *	108	0	5	118	0	0			270
16	84	0	52	38	17	114	73	0 *	26	85	0	0	89	494
Nb're total d'œufs déposés		0	588	1 387	1 200	834	168	172	144	153	0	0	89	4 735

Jo = date de création de l'élevage.

* Remplacement du mâle mort par un mâle de même âge.

La fécondité moyenne des seize femelles ayant pondu est de deux cent quatre-vingt-quinze œufs environ, mais avec des variations de très grande amplitude (entre vingt-quatre et sept cent soixante-seize). Il ne semble pas, d'autre part, y avoir de relation dans nos élevages entre fécondité et longévité. Rappelons que des phénomènes de même ordre : stérilité de certains individus, grande variation de la fécondité, ont été observés sur d'autres xylophages notamment *Pissodes notatus* (Carle 1973), sans que des explications aient pu être apportées.

3.22. Durée d'incubation.

Dans nos conditions d'élevage « normales » à 22 ± 2 °C, la durée moyenne d'incubation est de 10,5 jours. La fertilité des œufs est proche de 100 p. 100.

3.23. — Développement larvaire à 25 °C.

Les mues larvaires sont précédées, chez *Rhagium inquisitor* comme chez de nombreux Coléoptères, par un gonflement prophasique de la capsule céphalique. Cette distension des téguments est particulièrement nette au niveau des fentes ecdysiales qui coïncident ici avec les sutures frontales. Ce phénomène, peu décelable à son début, est susceptible de biaiser les données habituelles de mesures de longueur et de largeur hors tout des capsules céphaliques. C'est pourquoi nous utilisons la mesure du seul lobe frontal dans ses deux dimensions, qui pallie cet inconvénient et présente l'avan-

tage de pouvoir être appliquée aux larves sans décapitation préalable, aussi bien qu'aux exuvies. Dans un premier temps, nous avons mesuré les exuvies de larves d'élevages isolées sur lesquelles l'observation régulière des mues nous a permis de déterminer l'existence de cinq stades. Les mesures intéressent un effectif total de, respectivement, 30-60-44-58 et 41 insectes de chacun des stades. Les observations et prélèvements des exuvies n'ayant pu avoir lieu qu'hebdomadairement, nous n'avons pu en déduire la durée de chaque stade et avons recouru pour ce faire à une méthode indirecte (cf. *infra*). Elles permettent cependant d'affirmer que le développement des quatre premiers stades est rapide et qu'aucune mue surnuméraire n'a jamais eu lieu dans ces élevages.

Cependant, compte tenu : (1) de la rapidité étonnante du développement larvaire à 25 °C comparée à la durée du cycle de l'insecte dans les conditions naturelles (cf. *infra*), (2) du régime alimentaire « artificiel » imposé aux larves, nous avons voulu comparer ces populations aux populations naturelles. A cet effet, nous avons prélevé, courant mars 1974, du matériel sur des arbres en place au sein du peuplement de Mazaugues. Les larves, et les exuvies frontales du cinquième stade (au total trente-deux) recueillies dans les berceaux de nymphose de *Rhagium inquisitor* furent mesurées.

Les résultats de la comparaison des moyennes par l'analyse de variance, appliquée aux longueurs et aux largeurs permettent de considérer que les deux échantillons de L_5 de la nature et du laboratoire sont identiques. Nous avons consulté d'autre part sur les échantillons du laboratoire des taux de croissance relativement constants. Si l'on accepte la règle de Dyar dans son énoncé initial, à savoir que si le taux de croissance d'une espèce est relativement constant, il ne peut exister pour une croissance totale identique qu'un nombre identique de stades larvaires, le nombre de stades larvaires dans la nature serait donc le même que celui constaté au laboratoire c'est-à-dire cinq. Certaines réserves seraient cependant à faire peut-être compte tenu des modifications apportées à la règle de Dyar (1890) par Przibran (1912), puis Richard (1949) et des exceptions qu'elle comporte.

L'évaluation de la durée des stades larvaires a été faite indirectement. Dans les élevages préparés à cet effet, nous avons effectué des prélèvements de larves 8-15-21-28-35-45-60 et 70 jours après l'éclosion. D'après les mesures de longueur et de largeur des lobes frontaux, nous calculons la surface moyenne de ceux-ci pour chaque lot. Ceci permet d'éviter de multiples comparaisons entre les résultats issus des mesures de longueur d'une part et de largeur d'autre part.

	Effectif	Surface moyenne	log. 10
	—	—	—
J (début de l'élevage)	36	225,3	2,35
J + 8	20	369,2	2,57
J + 15	36	1 293,7	3,11
J + 21	21	2 389,3	3,38
J + 28	15	7 916,4	3,90
J + 35	11	16 412,6	4,21
J + 45	15	20 316,9	4,31
J + 60	21	19 517,4	4,29
J + 70	20	19 098,2	4,28

Ces valeurs sont reportées sur papier semi-logarithmique en ordonnées, la durée étant portée en abscisses. On matérialise d'autre part, par leur prolongement à partir de l'axe des ordonnées, les fluctuations L_1 , L_2 etc... des surfaces moyennes du lobe frontal de chaque stade, valeurs obtenues en tenant compte des amplitudes de variations, au seuil 1 p. 100 de chacune des deux dimensions longueur et largeur (fig. 3). La courbe de « croissance » obtenue à partir des valeurs de la surface du lobe frontal recoupe ces prolongements. La projection de ces points d'intersection sur l'axe des abscisses permet d'estimer la durée moyenne de chaque stade, étant entendu que le procédé n'est applicable que moyennant la précaution d'effectuer les mesures à intervalles suffisamment rapprochés, pour que chaque prélèvement soit assez homogène, et ne comporte pas plus de deux stades successifs.

Les durées moyennes ainsi évaluées, en élevage à 35 °C, sont :

$$L_1 = 12 \text{ jours}$$

$$L_2 = 9 \text{ jours}$$

$$L_3 = 7 \text{ jours}$$

$$L_4 = 7 \text{ jours}$$

La totalité des larves est parvenue à la mue du quatrième au cinquième stade en 35 jours. Le cinquième stade est de durée beaucoup plus élevée. D'après les observations effectuées sur un lot de cent quatre vingt dix-neuf larves (cf. *infra*), l'entrée en nymphose a lieu à partir du 65^e jour après l'éclosion, la plus tardive survenant seulement au 165^e jour, soit un étalement de la durée du cinquième stade sur 30 et 130 jours. Il semble bien que l'essentiel des fluctuations de la durée totale du cycle soit attribuable à la durée de développement au cinquième stade.

3.24. Nymphose-post-nymphose.

La durée moyenne de la période nymphose + post-nymphose est de l'ordre de 17 jours, de l'entrée en nymphose à l'émergence. Il existe chez les insectes d'élevage certaines difficultés pour apprécier le moment de cette dernière par rapport à des insectes maintenus sur leur milieu naturel. Nous avons retenu, comme critères, la mélanisation complète de l'adulte et son activité (il s'agit dans la boîte, cherchant même à mordiller celle-ci). Ces critères paraissent satisfaisants si l'on en juge par le fait que, remis en élevage, de tels adultes peuvent se reproduire dans des délais analogues à ceux requis pour des insectes issus de rondins prélevés dans les conditions naturelles. Sur ces 17 jours, la période de post-nymphose et mélanisation en requiert environ cinq à sept selon les individus.

4. — Discussion

La nécessité, pour assurer la reproduction, d'une alimentation imaginaire paraissant bien démontrée, la question demeure entière du régime alimentaire réel de *Rhagium inquisitor* adulte, dans les conditions naturelles. Nous ne disposons que de fort peu de renseignements, et fort vagues, sur ce point. Il appartient à la tribu des *Lepturinae*, dont beaucoup sont floricoles mais le fait qu'un apport de pollen en élevage lui assure une meilleure longévité et une bonne fécondité ne peut suffire à démontrer à

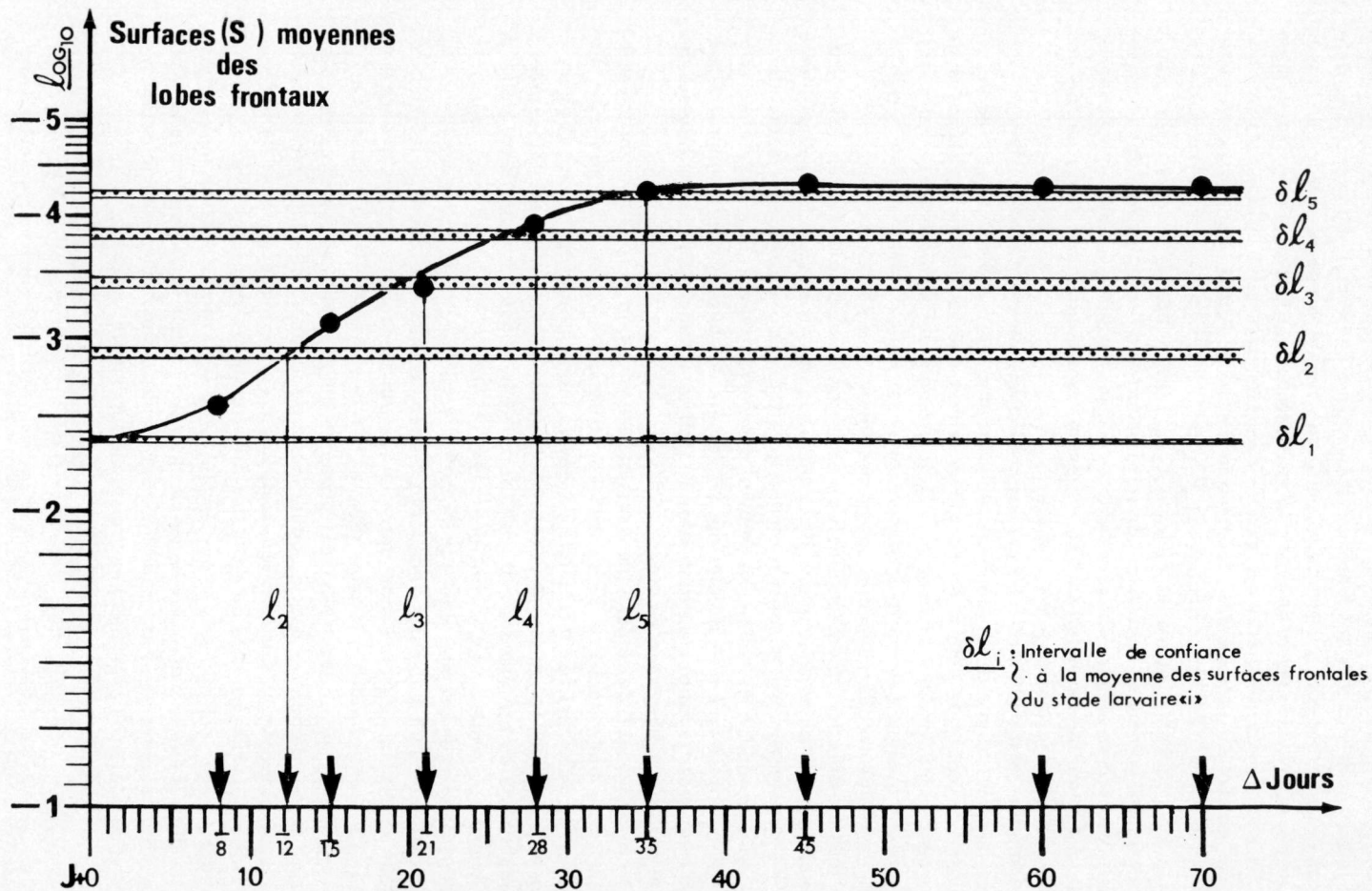


FIG. 3. — *Rhagium inquisitor* L. Schéma de détermination de la durée des stades larvaires (Elevages sur milieu artificiel, à 25 °C).

l'évidence qu'il en est bien ainsi dans la nature. Nous avons vu d'ailleurs qu'il dédaignait le pollen de Pin lors des tentatives d'élevage à l'extérieur. En outre, à la date précoce des émergences dans la nature, en région méditerranéenne, bien peu d'espèces hormis les bruyères (*Erica arborea* à Janas, *E. scoparia* et *E. multiflora*) se trouvent en fleurs et, malgré nos investigations, nous n'y avons jamais trouvé de *Rhagium* adultes. *Rhagium mordax* est indiqué dans la petite faune de R. Perrier comme se trouvant « sur les fleurs » ; F. Picard (Faune de France, 1949) indique par contre que « les *Rhagium* ne fréquentent guère les fleurs », E. G. Linsley donne *Rhagium* (sans indiquer d'espèce) comme se nourrissant de sève. Le fait que l'eau glucosée dans nos élevages lui assure une certaine longévité et une certaine fécondité semblerait corroborer qu'un tel régime lui serait suffisant et, en même temps, expliquer l'insuccès de nos tentatives d'élevage sous cage à l'extérieur.

Il semble exister d'autre part une contradiction entre le caractère précoce des sorties dans la nature et les données bibliographiques indiquant que la ponte est « déposée au début de l'été ». Même en admettant que, du fait de la précocité de l'émergence, des conditions climatiques et notamment des températures encore fraîches puissent quelque peu entraver la maturation sexuelle, il semble difficile d'admettre qu'en région méditerranéenne, les pontes soient à ce point différées.

Nous n'avons pratiquement jamais pu observer *Rhagium inquisitor* en activité de ponte ou de nutrition dans la nature. Il n'a jamais pondu sur nos rondins pièges, même sur ceux qui demeuraient 45 jours sur le terrain ⁽¹⁾. On peut à ce sujet se demander si l'état de dégradation de ceux-ci se trouvait assez avancé (venant à l'appui de cette hypothèse, nous avons pu constater des pontes sur des bûches abandonnées depuis 6 à 10 mois sur le terrain). Pourtant, selon K. Hellrigl il pourrait aussi s'attaquer à des arbres affaiblis mais encore vivants.

Nous avons vu d'autre part que, sur milieu artificiel, la durée totale du développement post-embryonnaire à 35 °C était comprise entre 85 et 175 jours avec une moyenne de 122 jours. Cette rapidité de développement étonnante, par rapport à ce qui se passe dans la nature, ne peut probablement pas être imputée uniquement à la température de nos élevages. De fait, parallèlement aux essais en laboratoire à température contrôlée, nous avons déposé le 13 juin 1974, à l'extérieur, sous abri, vingt-neuf larves de premier âge, sur milieu artificiel. A l'entrée de l'hiver toutes les larves avaient atteint le dernier stade larvaire, deux d'entre elles s'étaient même nymphosées le 14 octobre (soit 4 mois après la mise en élevage des larves néonées) et, métamorphosées en adultes le mois suivant. Par la suite, dans le courant de l'hiver, cette population ne survécut pas, mal protégée qu'elle était des fortes gelées. Mais ceci tend bien à démontrer que la qualité même de l'aliment offert contribue à accélérer le développement. Grâce à son équipement enzymatique, la larve de *Rhagium inquisitor* est en effet capable de s'adapter à des aliments fortement altérés, ceci ne signifiant pas que ces aliments soient les plus propices à un développement optimal. De fait, Riba souligne bien que « le milieu naturel n'est pas celui qui assure la croissance maximale » et que l'un des milieux qu'il utilise, plus riche en facteurs énergétiques et en vitamines, « permet une croissance supérieure ».

Reçu pour publication en mars 1979.

⁽¹⁾ Il s'agit d'une méthode de piégeage continu au moyen de rondins de Pin maritime fraîchement coupés et laissés sur le terrain par séries maintenues 15, 30 et 45 jours respectivement. Beaucoup d'espèces xylophages peuvent venir y pondre et être ainsi inventoriées.

Remerciements

Je remercie M. D. Schvester, Directeur de la Station de Zoologie Forestière d'Avignon, M. P. Carle, Maître de Recherches, pour leurs conseils dans la réalisation de ce travail, ainsi que G. Voulard, Technicien à l'I.N.R.A. pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée.

Summary

Biological datas on Rhagium inquisitor L.

Because of the relative abundance of *Rh. inquisitor* in certain decaying stands of *Pinus pinaster* a special study allowed to precise several aspects of its biology. In southern France, the imago emerges in February or March. The biological cycle is biennal. The morphology of the last abdominal segment permitted to distinguish the male from the female.

Sex ratio was related to one.

Rearing in the field and in laboratory pointed out the necessity for the female to get a prealable maturation feeding before egg-laying activity; multiple and repeated matings were necessary to maintain this activity. In the laboratory, the fecundity was very high (295 eggs) but presented very individual variations (24 to 776 eggs). The number of larval stages observed in laboratory was 5, seemed to be so in natural conditions. Survival and fecundity of adults were greatly stimulated by furnishing a proteic food. However we couldn't precise the real alimentary-diet in natural conditions.

Références bibliographiques

- CARLE P., 1969. Milieux artificiels pour l'élevage des larves de *Pissodes notatus* F. (*Col. Curculionidae*) et autres xylophages du Pin maritime. *Ann. Sci. Forest.*, **26** (3), 397-406.
- CARLE P., 1973. Le dépérissement du Pin mésogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifications d'équilibres biologiques des forêts envahies par *Matsuccoccus feytaudi* Duc. (*Coccoidea, Margarodidae*). Thèse Fac. Sci. Bordeaux, **337**, 174 p.
- CHAUVIN R., 1949. « Physiologie de l'insecte », 916 p. Ed. INRA, Paris.
- CHAPMAN R. F., 1969-1975. « The Insects Structure and function ». The English Universities Press L.T.D., Londres, (1), pp. 390-392.
- DOUROJEANNI M. J., FALISSE C., 1970. Observation sur les périodes de vol de quelques *Cerambycidae* (*Coleoptera*) du Plateau de Saint Hubert (Belgique). *Bull. Rech. Agron. Gembloux* (N. S.), **5**, **1**, 256-266.
- DOUROJEANNI M. J., 1971. Nouvelles observations sur les périodes de vol de quelques *Cerambycidae* (*Coleoptera*) du Plateau de Saint Hubert (Belgique). *Bull. Rech. Agron. Gembloux* (N. S.), **6**, **1**, **2**, 33-42.
- FEYTAUD J., 1950. Les Coléoptères du Pin Maritime. *Ann. Ec. Nat. Eaux, Forêts*, **12**, **1**, 1-96.
- FOGLIETTI M. J., LEVATIDOU V., COURTOIS J. E., CHARARAS C., 1971. Etude des pectinases de l'insecte xylophage *Rhagium inquisitor* L. *C. R. Soc. Biol.*, **165**, **5**, 1019-1022.
- GAUTIER J. Y., 1966. Contribution à l'étude histochimique de l'appareil digestif de *Rhagium bifasciatum* (*Col. Cerambycidae*). *Ann. Soc. Ent. Fr.* (N. S.) **2**, **2**, 457-467.
- GRAHAM S. A., 1952. *Forest Entomology*, Third edition. Mac Graw-Hill book Compagny, Inc. New York-Toronto-London, 351 p.
- GUENNELON G., 1967. L'alimentation artificielle des insectes. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, 66^e année, **1-3**, 20-28.
- HEINRICH P., 1926. Remarques sur la biologie des espèces de *Rhagium* (*Col.*) de notre pays (Trad. All.). *Z. Wissen. Insektenbiol.*, **6**, 1-7.
- HELLRIGL K. L., 1974. *Cerambycidae*, bockäger, Longhorned beetles, Longicornia. *Die Forstschadlinge Europas*, pp. 130-202, Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- JOLY R., 1976. Les insectes ennemis des Pins. *E.N.G.R.E.F.*, Nancy, T. 1 (222 p.) et T. 2 (45 p.).
- LEVATIDOU V., 1971. Recherches sur les osidases de l'insecte xylophage *Rhagium inquisitor* L. Thèse Paris, U.E.R. des sciences Pharmaceutiques et Biologiques, 142 p.
- LINSLEY E. G., 1959. Ecology of *Cerambycidae*. *Ann. Rev. entomol.* **4**, 99-138.
- PERRIS E., 1856. Histoire des insectes du Pin maritime. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, **4**, 423-431.
- PERRIS E., 1863. Histoire des insectes du Pin maritime (suite). *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 173-243.
- PERRIS E., 1876. Larves de Coléoptères. *Ann. Soc. Linn. Lyon.*, **23**, avril 1877, 368-371. .

- PETERSON A., 1960. Larvae of insects (Part II) 4^e éd. 416 p. Edwards Brothers inc. Ann. arbor Michigan U.S.A.
- PICARD F., 1929. Coléoptères Carambycides, Faune de France. Vol. 20. Lechevalier, Paris.
- PRELL H., 1927. Remarques sur la biologie de *Rhagium* de notre pays (Trad. Al.) Z. Wissens. Insektenbiol., **21**, 1-7.
- RIBA G., 1976. Alimentation des larves de *Rhagium inquisitor* L. (Coléop. cerambycidae) en conditions expérimentales, rythme prandial, transit intestinal, indice de consommation et de croissance. Ann. Zool. Ecol. anim., **8**, 499-511.
- RAOUL DE PONTIVY G., 1978. « Contribution à l'étude de l'évolution dans les peuplements méditerranéens du Pin maritime du dépérissement à *Matsucoccus feytaudi* Duc. et des biocénoses associées de ravageurs subcorticaux ». Thèse univ. Fac. des Sciences Marseille-St Jérôme.
- SCHVESTER D., CARLE P., RIOM J., 1970. Le dépérissement du Pin maritime dans le Var. Etat actuel du problème (*Matsucoccus feytaudi*). Rev. Forest. Fr., n° spécial « La lutte biologique en forêt », 240-246.
- SCHWENKE W., 1974. Die Forstschädlinge Europa « kafer ». T. 2, P. Parey, Berlin, 500 p.
-

Etude comparée de l'activité génésique de sept acridiens du Sahel dans des conditions éco-météorologiques semblables

My Hanh LAUNOIS-LUONG

GERDAT/PRIFAS B.P. 5035 34032 Montpellier Cedex

Résumé

L'étude simultanée du fonctionnement ovarien de sept acridiens du Sahel (deux *Pyrgomorphidae*, un *Catantopinae*, quatre *Oedipodinae*) soumis à des conditions éco-météorologiques semblables (région de Maradi située au sud du Niger, de juin à novembre 1975) révèle des différences importantes dans le nombre d'ovarioles et la production des œufs à chaque ponte. D'une façon générale, la fécondité augmente en période humide et diminue en période sèche. Certaines espèces sont plus sensibles que d'autres aux variations de l'environnement, mais dans l'ensemble, le nombre moyen de pontes par femelle est inférieur à deux. Le rendement ovarien moyen des sept espèces étudiées, défini par le rapport du nombre d'œufs produits à chaque ponte au nombre total d'ovarioles, est assez semblable, ce qui fait supposer que les acridiens participant à un même peuplement en zones anthropisées réagissent à peu près de la même façon à leur milieu. Ceci ne s'oppose pas à l'expression d'un tempérament écologique spécifique qui se traduit par un nombre très différent de femelles participant à la ponte en une région donnée.

Introduction

L'évolution temporelle de la fécondité des acridiens du Sahel est peu connue. En absence d'une méthodologie appropriée aux recherches de terrain, les quelques observations effectuées sur la production des œufs sont fragmentaires car elles sont étroitement associées aux aléas de la découverte de pontes dans le sol ou à la capture de femelles ovigères. Les renseignements ponctuels disponibles (Chapman, 1961 ; Chapman et Robertson, 1958 ; Davey, Descamps et Demange, 1959 ; Phipps, 1958 ; Saraiva, 1962) proviennent d'observations dispersées dans le temps et dans l'espace et reposent sur un très petit nombre de cas. Ils sont d'utiles points de repère mais ne fournissent pas d'indications suffisantes pour évaluer le potentiel biotique des principales espèces, les variations saisonnières de production des œufs et procéder à des comparaisons interspécifiques d'activité génésique.

Ce but peut être atteint en utilisant la méthode d'interprétation de l'état des ovaires mise au point sur le Criquet migrateur malgache (Launois, 1972). La validité de celle-ci a été vérifiée sur de nombreux acridiens du Sahel (vingt six espèces) (Launois-Luong, 1978b). Il s'agit à présent de comparer, dans une région déterminée du Sahel,

les variations simultanées de fécondité chez sept acridiens communs, au cours d'une même saison pluvieuse (1975) et de ce fait soumis à des conditions écométéorologiques semblables.

Après l'exposé des méthodes et des conditions d'étude, le potentiel reproductif est établi étape par étape : analyse des variations spécifiques du nombre d'ovarioles par femelle, du nombre d'œufs par ponte, du rendement ovarien par ponte, du nombre de pontes par femelle et de la proportion de femelles participant à la ponte. L'ensemble permet de préciser les limites structurales et fonctionnelles de la production des œufs pour les sept espèces étudiées à Maradi (Niger) et de comparer le type de réponse génésique lorsque ces acridiens subissent des variations éco-météorologiques semblables.

1. — Méthodes et conditions d'étude

Les études ont été effectuées en 1975 à Maradi (Niger), dans la frange sahélienne méridionale cultivable, du début de la saison des pluies (juin) au début de la saison sèche (novembre).

Durant cette période, la végétation a accompli la totalité de la phase active de son cycle, dont le déroulement est étroitement dépendant des caractéristiques météorologiques tels que la température, l'humidité relative de l'air, la pluviométrie, le bilan hydrique du sol (fig. 1).

L'année 1975 est marquée dans la région de Maradi par une très faible pluviosité en juin (23 p. 100 de la moyenne calculée sur 31 années) (Launois, 1975), une interruption des précipitations durant la deuxième quinzaine de juin et des pluies nettement inférieures à la moyenne en juillet (48 p. 100). Le déficit hydrique a de profondes répercussions sur la végétation en début de croissance, et sur la physiologie et le comportement des populations acridiennes autochtones et allochtones. Aux mois d'août et de septembre, les précipitations sont plus fortes et sont proches de la normale, amenant l'indice de balance hydrique K calculé par le rapport de l'évapotranspiration réelle à l'évapotranspiration potentielle (Forest, 1974) à 1,0 ce qui indique qu'à ce moment, la demande hydrique climatique est satisfaite. A partir de mi-septembre, les pluies cessent définitivement et le coefficient K diminue progressivement.

L'évolution de l'humidité relative maximale et minimale de l'air et celle de la température maximale et minimale sont étroitement corrélées à la dynamique pluviométrique. Dès que les pluies s'interrompent, le retour du vent d'harmattan sec et chaud venant du nord-est abaisse l'humidité relative à un niveau très bas. Dans le même temps, la température maximale augmente alors que la température minimale continue de diminuer, d'où une augmentation considérable de l'amplitude thermique journalière.

Des prélèvements de populations acridiennes ont été effectués à intervalles réguliers, une fois par semaine, dans dix biotopes représentatifs de la région de Maradi rudéralisée par endroits à 90 p. 100 (Duranton, 1976) : champs d'arachide (*Arachis hypogaea*), de niébé (*Vigna unguiculata*), de mil (*Pennisetum americanum*), de sorgho (*Sorghum bicolor*), soit cultivés de manière traditionnelle par les paysans, soit traités en

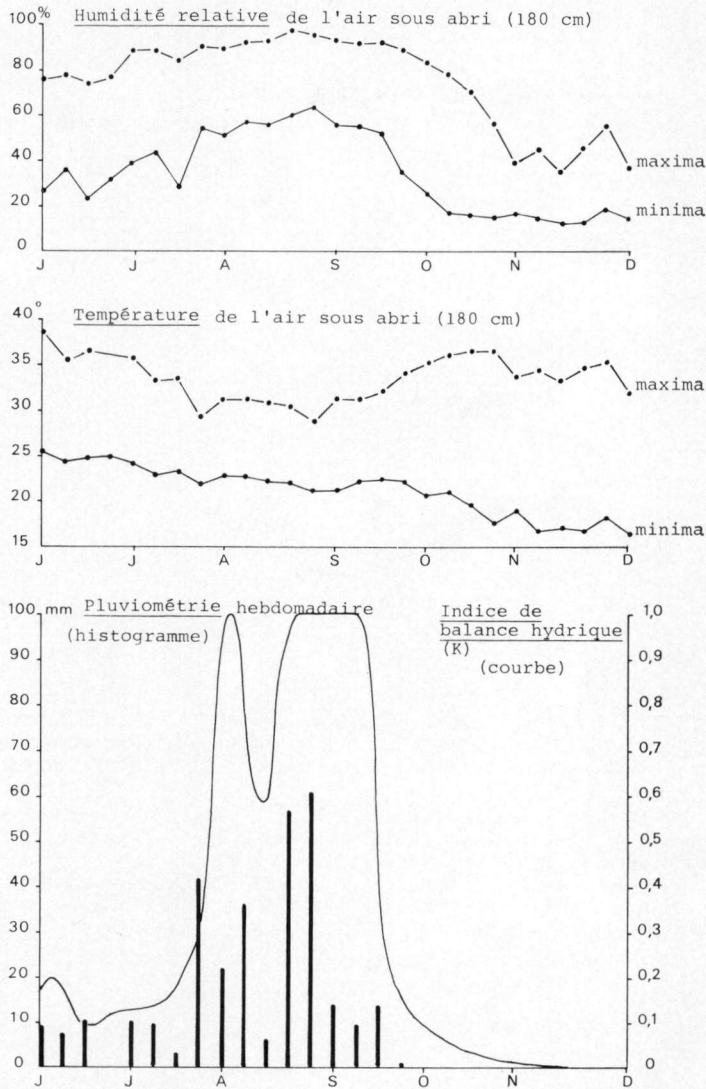


FIG. 1. — Variations hebdomadaires de quatre facteurs météorologiques à Maradi (Niger) de juin à novembre 1975.

essais dans les stations agronomiques (introduction de la mécanisation). Un milieu sub-sauvage représenté par une steppe arborée servant temporairement de lieu de pâturage est prospecté selon la même fréquence. Ces biotopes sont distants les uns des autres de moins de 10 km et sont donc soumis à des conditions mésométéorologiques semblables. Toutes les captures effectuées chaque semaine sur ces dix milieux peuvent être regroupées et étudiées globalement.

Sept espèces choisies parmi les plus abondantes dans le Sahel des cultures ont été retenues pour cette étude (fig. 2) :

Figure 2.

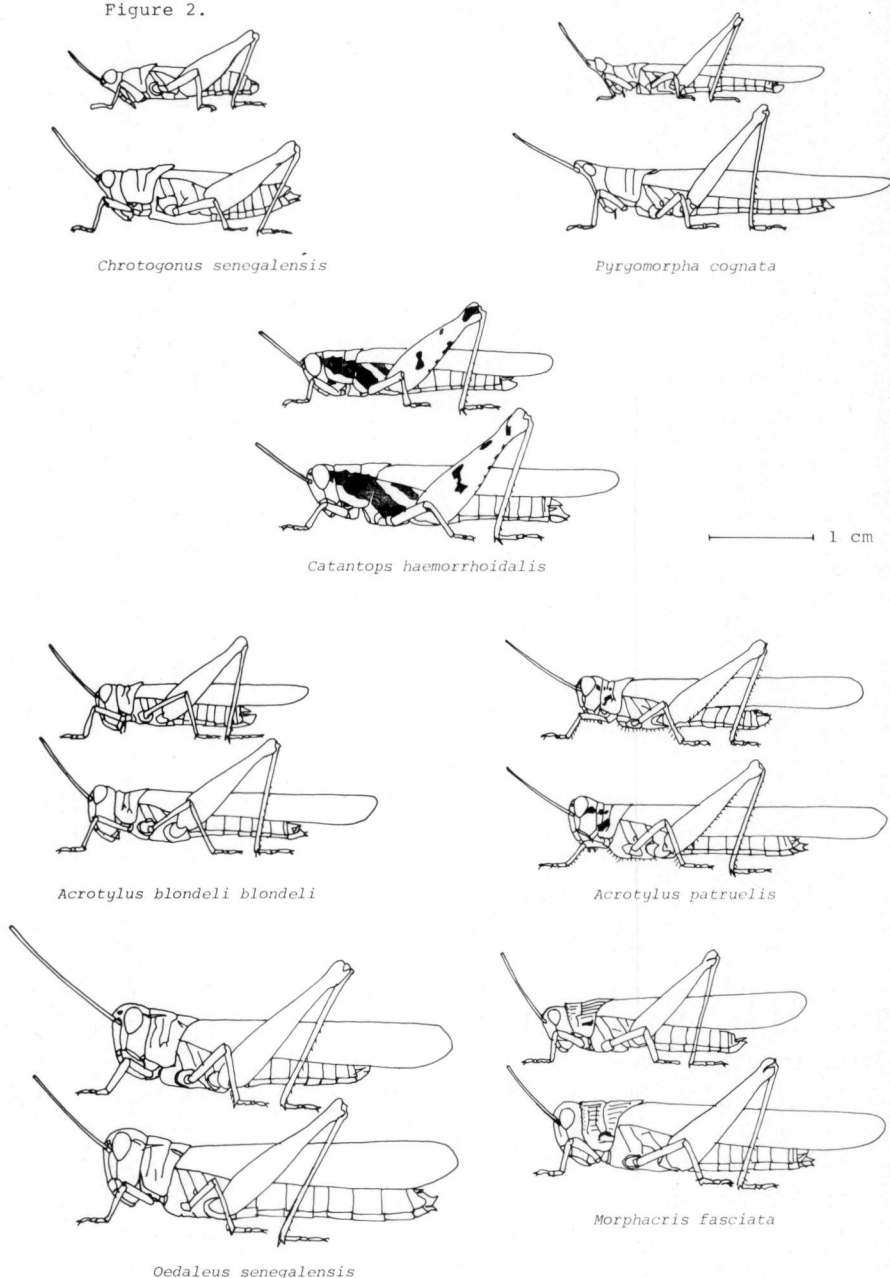


FIG. 2. — Représentation schématique de sept espèces acridiennes étudiées.
D'après Launois (1978b) modifié. Les imagos mâles sont placés au-dessus des femelles.

PYRGOMORPHIDAE

Chrotogonus senegalensis (Krauss, 1877).*Pyrgomorpha cognata* (Krauss, 1877).

ACRIDIDAE

Catantopinae

Catantops haemorrhoidalis (Krauss, 1877).

Oedipodinae

Acrotylus blondeli blondeli (Saussure, 1884).*Acrotylus patruelis* (Herrich-Schäffer, 1838).*Oedaleus senegalensis* (Krauss, 1877).*Morphacris fasciata* (Thunberg, 1915).

Deux d'entre elles, *Pyrgomorpha cognata* et *Oedaleus senegalensis* sont capables de pulluler et font des dégâts importants et réguliers aux cultures.

TABLEAU 1
Nombre d'ovarioles par femelle

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Total et Moyennes
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	n : 16 m : 41 i : (38-42)	20 39 (38-40)	63 39 (38-40)	35 42 (40-44)	32 39 (37-40)	3 37	169 40 (39-40)
<i>Pyrgomorpha cognata</i>	3 66	12 61 (55-88)	44 66 (64-68)	15 65 (61-69)	5 66 (56-76)	4 70 (50-89)	83 65 (64-67)
<i>Catantops haemorrhoidalis</i>	2 40	39 38 (37-39)	14 38 (36-41)	0	0	0	55 38 (37-39)
<i>Acrotylus blondeli</i>	6 24 (22-26)	22 23 (22-24)	49 22 (22-23)	6 24 (23-24)	3 23	0	86 23 (22-23)
<i>Acrotylus patruelis</i>	0	18 27 (25-28)	26 26 (25-27)	7 27 (26-29)	0	0	51 26 (26-27)
<i>Morphacris fasciata</i>	0	29 35 (34-37)	11 34 (33-35)	2 37	1 34	0	43 35 (34-36)
<i>Oedaleus senegalensis</i>	24 41 (39-42)	16 41 (39-43)	45 38 (37-39)	26 38 (37-39)	372 40 (39-40)	58 38 (37-39)	541 38 (38-39)

n : Nombre de femelles disséquées.

m : Nombre moyen d'ovarioles par individu.

i : Valeurs extrêmes de l'intervalle de confiance à 95 p. 100.

Les femelles capturées sont classées en six catégories selon leur âge après examen externe (un et deux) puis examen interne (trois à six) :

- 1 : femelle molle venant d'émerger et à téguments non durcis,
- 2 : femelle, à téguments durcis mais n'ayant pas encore pondu,
- 3 : femelle ayant pondu une fois,
- 4 : femelle ayant pondu deux fois,
- 5 : femelle ayant pondu trois fois,
- 6 : femelle ayant pondu plus de trois fois.

Il est à noter que ces espèces se prêtent bien à l'interprétation fiable de l'état des ovaires grâce à une distinction aisée entre les traces de ponte et les corps de résorption ovocytaire situés à la base des ovarioles (Launois-Luong, 1978b). Ces dissections permettent également de connaître le nombre d'ovarioles par individu, le nombre d'œufs émis à chaque ponte, et les particularités du fonctionnement ovarien comme les rendements maximaux ou nuls. Le rendement ovarien, défini par le rapport du nombre d'œufs produits au nombre total d'ovarioles, est calculé pour la fraction de femelles ayant participé à la ponte.

Les figures 3 à 9 représentent la structure d'âge des populations femelles de chaque espèce à l'échelle hebdomadaire. Un individu est représenté par un point, et un groupe d'individus par un segment de droite dont la longueur est proportionnelle au nombre de ceux-ci.

Fig. 3: *Chrotogonus senegalensis*

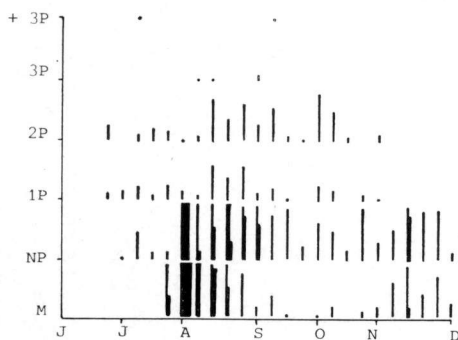


Fig. 4: *Pyrgomorpha cognata*

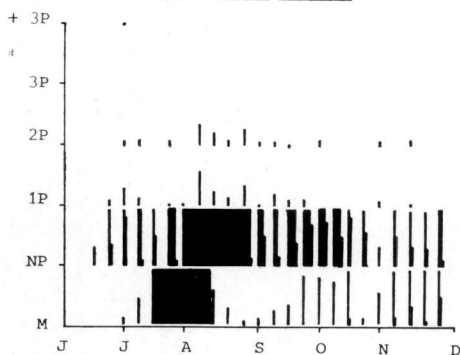


Fig. 5: *Catantops haemorrhoidalis*

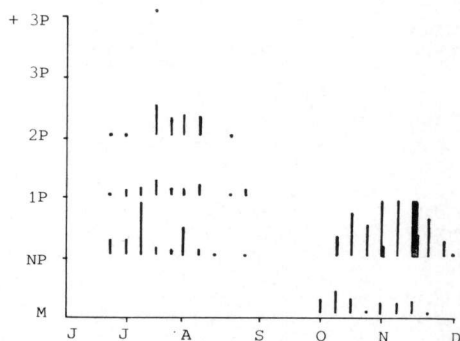


Fig. 6: *Acrotylus blondeli blondeli*

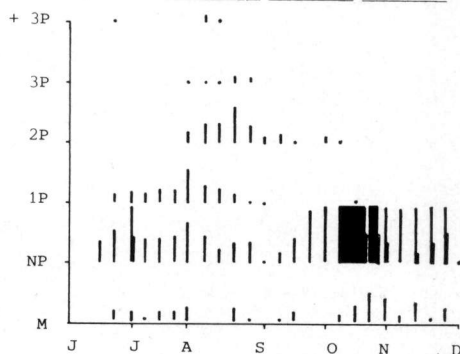


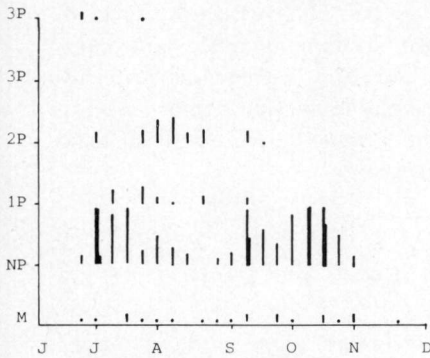
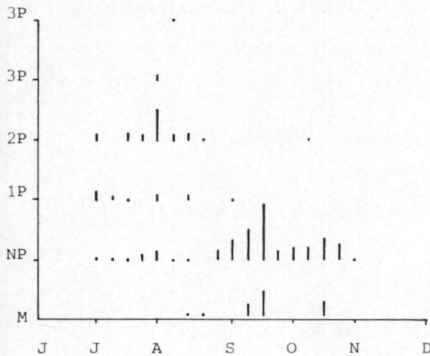
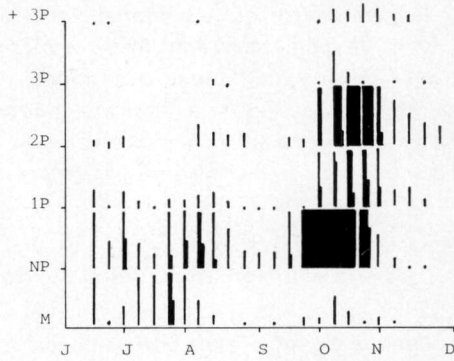
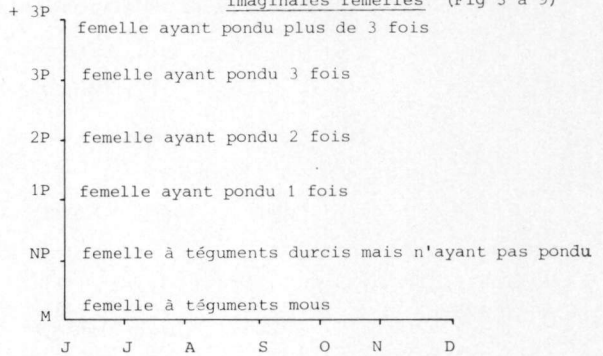
Fig. 7: *Acrotylus patruelis*

 Fig. 8: *Morphacris fasciata*

 Fig. 9: *Oedaleus senegalensis*

 Structure d'âge ovarien des populations
 imaginaires femelles (Fig 3 à 9)


FIG. 3 à 9. — Structure d'âge ovarien des populations imaginaires femelles de :

- 3 : *Chrotogonus senegalensis*
- 4 : *Pyrgomorpha cognata*
- 5 : *Catantops haemorrhoidalis*
- 6 : *Acrotylus blondeli blondeli*
- 7 : *Acrotylus patruelis*
- 8 : *Morphacris fasciata*
- 9 : *Oedaleus senegalensis*

à Maradi (Niger) de juin à novembre 1975.

2. — Variations spécifiques du nombre d'ovarioles par femelle

Le nombre moyen d'ovarioles a été calculé mensuellement pour chaque espèce (tabl. 1). Les variations interspécifiques vont du simple au triple en passant de vingt trois pour *Acrotylus blondeli* à soixante cinq pour *Pyrgomorpha cognata*. Bien qu'il y ait des différences individuelles importantes, le nombre moyen d'ovarioles pour chacune des sept espèces ne subit pas de variations mensuelles significatives et reste stable durant toute la période considérée. Nos données sont en accord avec celles obtenues par d'autres auteurs. *Acrotylus patruelis* a vingt-trois ovarioles dans l'ancien Tanganyika ; *Morphacris fasciata* trente cinq et *Oedaleus senegalensis* trente sept (Phipps, 1958).

Dans le même pays, Robertson et Chapman (1962) ont dénombré trente-sept ovarioles chez *Morphacris fasciata*.

Sur le plan structural, le potentiel reproducteur est très différent d'une espèce à l'autre. Dans l'hypothèse où tous les ovarioles peuvent être fonctionnels comme chez *Locusta migratoria capito* (Saussure) (Launois, 1972), *Acrotylus blondeli* ou *Acrotylus patruelis* ne sont capables de produire à chaque ponte que le tiers du nombre d'œufs susceptibles d'être engendrés par *Pyrgomorpha cognata* et la moitié seulement de ceux formés par *Oedaleus senegalensis* ou *Chrotogonus senegalensis*.

3. — Evolution mensuelle du nombre d'œufs par ponte

Le nombre moyen d'œufs par ponte varie mensuellement d'une manière importante (tabl. 2). La différence n'est pas seulement la conséquence d'une variation inter-individuelle lorsque peu de femelles pondent, elle est le reflet de changements de

TABLEAU 2

Nombre d'œufs par ponte (pour l'ensemble des femelles du tableau 1)

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Total et moyennes
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	n : 24 m : 30 i : (27-33)	32 26 (23-28)	98 31 (30-33)	63 31 (29-32)	56 28 (27-30)	5 22 (15-29)	278 30 (29-31)
<i>Pyrgomorpha cognata</i>	3 33	15 38 (33-44)	63 47 (44-50)	21 44 (39-49)	8 33 (17-49)	7 31 (20-43)	117 43 (41-46)
<i>Catantops haemorrhoidalis</i>	3 36	64 26 (23-28)	25 30 (28-31)	0	0	0	92 27 (25-29)
<i>Acrotylus blondeli</i>	6 15 (13-17)	27 13 (11-15)	95 17 (17-18)	11 13 (10-17)	5 10 (6-15)	0	144 15 (15-16)
<i>Acrotylus patruelis</i>	0	30 15 (13-17)	50 22 (20-23)	14 23 (21-25)	0	0	94 20 (19-21)
<i>Morphacris fasciata</i>	0	51 27 (25-29)	21 26 (23-29)	3 25	2 27	0	77 27 (25-28)
<i>Oedaleus senegalensis</i>	32 23 (21-24)	24 19 (17-22)	73 28 (26-30)	43 25 (23-27)	660 25 (25-26)	105 22 (21-23)	937 25 (24-25)

n : Nombre de pontes étudiées.

m : Moyenne du nombre d'œufs par ponte.

i : Valeurs extrêmes de l'intervalle de confiance à 95 p. 100.

conditions de l'environnement. Pour quatre espèces sur cinq (les deux autres espèces ne sont pas observées en juin), on enregistre une baisse de fécondité en juillet par rapport à celle du mois de juin : cette diminution d'activité génésique coïncide avec la période de sécheresse survenue en début de saison des pluies. Ce déficit pluviométrique agit non seulement directement sur les insectes par une modification de leur environnement hydrique mais également indirectement par un appauvrissement qualitatif de la nourriture consommée. Le déficit pluviométrique est toutefois ressenti de façon différente selon les espèces. Ainsi, *Pyrgomorpha cognata* réagit à l'inverse des autres espèces d'autant plus que le nombre d'ovarioles a également baissé. Il est possible que cette particularité soit liée à une sensibilité différentielle, chaque espèce ayant un tempérament écologique qui lui est propre, ou bien aux conséquences de déplacements opportunistes intra-stationnels ou interstationnels augmentant les chances pour certaines espèces de trouver de meilleures conditions de vie. Ces deux facteurs sont d'ailleurs susceptibles d'interférer.

L'examen de l'évolution de la structure détaillée des populations imaginaires femelles (fig. 3 à 9) permet de rechercher pour chaque espèce les causes possibles de fluctuations de production des œufs (tabl. 2). Trois périodes sont à distinguer : juin et juillet (début de saison des pluies), août et septembre (acmé de la saison des pluies) et octobre et novembre (fin de la saison des pluies).

En juin et juillet, *Chrotogonus senegalensis* (fig. 3) est présent à l'état imaginal. Cette époque correspond à l'émission de la deuxième ponte et à un développement sédentaire. Cet acridien dispose de possibilités de vol restreintes par suite de la réduction fréquente de la longueur des ailes, il est aussi plus résistant que les autres espèces à une dégradation temporaire de son environnement.

Pendant la même période, *Pyrgomorpha cognata* présente des effectifs peu importants (fig. 4) mais une bonne fécondité. Cette espèce très mobile est peu affectée par le durcissement des conditions du milieu en juillet, ce qui peut être mis en rapport avec l'augmentation des déplacements adaptatifs et une grande tolérance écologique.

Les femelles de *Catantops haemorrhoidalis* ont interrompu leur diapause ovarienne de saison sèche (Joyce, 1952 ; Robertson et Chapman, 1962 ; Phipps, 1968 ; Lecoq, 1977) et une fraction de la population vieillit sur place (fig. 5) malgré l'évolution défavorable du milieu. Les conséquences sur la production des œufs sont très importantes. Pourtant, on note quelques rendements ovariens égaux à un (tabl. 3) traduisant des apports incessants d'autres régions. Les possibilités de déplacements à grande distance de cet acridien sont maintenant prouvées (Duranton ; Launois ; Launois-Luong et Lecoq, 1978).

En début de saison des pluies, les femelles d'*Acrotylus blondeli* sont jeunes et certaines d'entre elles n'ont pondu qu'une fois (fig. 6). La sécheresse relative de juillet se traduit par un abaissement assez faible de la fécondité par ponte.

Au début de la période d'observation, l'apparition d'une génération autochtone est nette chez *Oedaleus senegalensis* (fig. 9). Les femelles pondueuses en juin appartiennent à des populations allochtones et celles de juillet essentiellement à la population autochtone. On enregistre une baisse notable de production des œufs en juillet imputable aux conditions ambiantes défavorables.

À août et septembre voient le rétablissement d'une pluviosité presque normale, il y a alors une complète reconstitution des réserves en eau du sol et un reverdissement général de la végétation. La température moyenne baisse sensiblement,

l'humidité relative moyenne de l'air constamment en hausse depuis le début de la saison des pluies culmine en août à plus de 90 p. 100 puis diminue brusquement vers la mi-septembre avec l'interruption des pluies. La végétation naturelle comme les cultures évoluent de la floraison à la fructification dans de bonnes conditions thermohydriques.

Comme les plantes, les acridiens réagissent rapidement à cette nette amélioration de leurs conditions de vie. En août, on enregistre une augmentation très sensible de la fécondité de toutes les femelles (tabl. 2) exceptées pour celles de *Morphacris fasciata* dont le niveau de production des œufs est remarquablement stable pendant toute la saison étudiée. Les gammes de variations hydriques rencontrées dans les conditions d'étude ne semblent pas être un facteur limitant pour cet acridien. Pour les autres espèces, la hausse de fécondité par rapport à celle du mois précédent est de 32 p. 100 pour *Acrotylus patruelis* et *Oedaleus senegalensis*, 24 p. 100 pour *Acrotylus blondeli*, 19 p. 100 pour *Pyrgomorpha cognata*, 16 p. 100 pour *Chrotogonus senegalensis* et 13 p. 100 pour *Catantops haemorrhoidalis*.

Dans tous les cas, il s'agit d'une reproduction autochtone de saison des pluies. La tendance générale au cours de cette période est une augmentation de la production des œufs, mais on remarque néanmoins une grande hétérogénéité de réponse d'une espèce acridienne à l'autre. Ceci montre bien que chacune d'elles subit sélectivement et spécifiquement les effets de l'environnement en fonction de ses aptitudes écologiques et de ses particularités biologiques.

Un fléchissement général de l'activité génésique des femelles est noté en septembre alors que les pluies diminuent d'importance. Les conditions de température et d'humidité paraissent encore satisfaisantes, mais la végétation en cours de fructification amorce son dessèchement. Les qualités appétitives et nutritives des plantes diminuent ainsi que les capacités de reproduction des femelles qui vieillissent sensiblement. Ce phénomène se retrouve nettement chez *Acrotylus blondeli* (— 24 p. 100), *Oedaleus senegalensis* (— 11 p. 100). Il est faible pour *Pyrgomorpha cognata* (— 6 p. 100), *Morphacris fasciata* (— 4 p. 100) et nul chez *Chrotogonus senegalensis* et *Acrotylus patruelis*.

Octobre et novembre sont des mois de saison sèche. La végétation a terminé son cycle annuel. La récolte des plantes cultivées est effectuée dès le mois d'octobre.

Plusieurs espèces acridiennes disparaissent : *Catantops haemorrhoidalis*, *Acrotylus patruelis*, *Acrotylus blondeli* puis *Morphacris fasciata*. Les adultes survivants migrent vers le sud, dans la zone soudanienne, à la faveur des vents accompagnant le passage du front intertropical (Lecoq, 1978). D'autres acridiens poursuivent sur place un développement plus lent et subissent des conditions écologiques plus sévères (*Chrotogonus senegalensis* et *Pyrgomorpha cognata*). Leurs représentants sont les derniers imagos issus du cycle de reproduction correspondant à la saison des pluies.

Oedaleus senegalensis constitue un cas différent. Dès la fin du mois de septembre, un apport massif d'individus allochtones a lieu à Maradi. Ces ailés se sont développés au nord du Sahel et colonisent la zone des cultures au sud du Niger dès que souffle le vent d'harmattan (Launois, 1978a ; Arnaud ; Forest et Launois, 1978). Cette population acridienne est la génération fille de celle de juillet-août. Elle parvient à divers stades de maturation et dépose des œufs en masse dans les champs. Les performances reproductives de ces femelles sont moyennes, mais leur grand nombre permet l'implantation d'un stock d'œufs important destinés à passer la saison sèche en état de diapause.

Au sein d'une même espèce, l'intervalle de confiance calculé au seuil de 95 p. 100

pour l'ensemble de la période d'étude ne varie que de un à deux œufs autour de la moyenne. Or, au niveau mensuel, il y a de fortes variations du nombre d'œufs par ponte car cette échelle reflète mieux les différences de production de la fraction de population allochtone par rapport à la population autochtone.

La limite structurale imposée par le nombre d'ovarioles à la production des œufs ne paraît pas être réellement une limite fonctionnelle puisque tous les ovarioles ne participent pas à chaque ponte. Pourtant, on remarque que le classement des espèces par rapport au nombre d'ovarioles reste pratiquement le même que pour le nombre d'œufs par ponte, ce qui implique des rendements ovariens semblables pour les différentes espèces.

TABLEAU 3

Rendement ovarien par femelle ayant pondu

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Moyennes
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	R : 0,75 F1 : 13 % F0 : 0 % SP : 24	0,66 3 % 25 % 32	0,80 11 % 1 % 98	0,73 3 % 0 % 63	0,74 5 % 0 % 56	0,60 0 % 0 % 5	0,75
<i>Pyrgomorpha cognata</i>	0,50 0 % 0 % 3	0,62 0 % 7 % 15	0,72 0 % 5 % 63	0,67 0 % 0 % 21	0,50 0 % 0 % 8	0,45 0 % 0 % 7	0,66
<i>Catantops haemorrhoidalis</i>	0,91 0 % 33 % 3	0,67 9 % 17 % 64	0,77 16 % 12 % 25				0,70
<i>Acrotylus blondeli</i>	0,61 0 % 50 % 6	0,58 7 % 30 % 27	0,74 14 % 6 % 95	0,56 0 % 0 % 11	0,45 0 % 20 % 5		0,68
<i>Acrotylus patruelis</i>		0,58 3 % 13 % 30	0,85 30 % 6 % 50	0,84 21 % 0 % 14			0,76
<i>Morphacris fasciata</i>		0,76 6 % 2 % 51	0,77 24 % 5 % 21	0,69 0 % 0 % 3			0,76
<i>Oedaleus senegalensis</i>	0,56 0 % 28 % 32	0,48 0 % 13 % 24	0,73 7 % 3 % 73	0,66 0 % 2 % 43	0,64 1 % 1 % 660	0,57 0 % 3 % 105	0,64

R : Rendement ovarien moyen.

F1 : Pourcentage de cas où le rendement ovarien est de 1.

F0 : Pourcentage de cas où le rendement ovarien est de 0.

SP : Somme des pontes examinées.

4. — Evolution mensuelle du rendement ovarien par ponte

Le rendement ovarien est le rapport du nombre d'œufs produits au nombre d'ovarioles. Il varie de zéro à un. Il est égal à zéro lorsque aucun œuf n'est émis par suite d'échec complet de la vitellogenèse, et à un lorsque tous les ovarioles produisent un œuf à une même ponte. Cet indice privilégié rend compte de la valeur de l'environnement pour l'acridien. Par rapport à la production des œufs, il permet des comparaisons plus directes entre espèces (tabl. 3).

Etant donné que le nombre d'ovarioles varie peu d'un mois à l'autre, le rendement ovarien mensuel suit le sens de l'évolution de la production des œufs. On retrouve une diminution plus ou moins accusée en juillet par rapport à juin et une hausse générale à l'apogée de la saison des pluies en août. Septembre, octobre et novembre voient diminuer progressivement le rendement ovarien.

En rapport avec cette évolution, le nombre de cas où tout un rang d'ovocytes a avorté au cours de la vitellogenèse est le plus élevé en juillet (sauf pour *Oedaleus senegalensis* où le maximum est rencontré en juin), confirmant en cela les répercussions de la dégradation des conditions écométéorologiques des biotopes sur la physiologie des acridiens. Pourtant, quelques cas de fonctionnement maximal des ovaires sont enregistrés, en particulier chez *Catantops haemorrhoidalis*. Comme cette espèce est très mobile (Lecoq, 1978 ; Duranton, Launois, Launois-Luong et Lecoq, 1978), la population échantillonnée pourrait être constituée par un mélange d'individus ayant effectué leur maturation ovocytaire sur place et ailleurs, ce qui expliquerait l'hétérogénéité des réponses.

Le mois d'août permet, par ses caractéristiques thermohydriques et la haute valeur nutritive et appétitive du couvert végétal, les meilleures performances. La fréquence des rendements ovariens maximaux est également plus élevée chez la plupart des espèces. Comme les reproductrices pondant en août sont les mêmes que celles de juillet, on enregistre encore quelques cas de régressions ovocytaires totales résultant des effets du mois précédent. Les meilleurs rendements ovocytaires moyens en août ne proviennent pas d'espèces dont le nombre d'ovarioles est le plus élevé. *Acrotylus patruelis* et *Chrotogonus senegalensis* dépassent ou avoisinent 80 p. 100. *Catantops haemorrhoidalis* et *Morphacris fasciata* atteignent 77 p. 100, tandis que *Acrotylus blondeli*, *Oedaleus senegalensis* et *Pyrgomorpha cognata* n'arrivent qu'à 73 p. 100, soit 7 p. 100 de moins que les deux premières espèces citées. Cependant, la différence du taux de fonctionnement ovarien entre *Acrotylus patruelis* (85 p. 100) et *Pyrgomorpha cognata* (72 p. 100) représentant les deux cas extrêmes ne compense pas celle relative au nombre d'ovarioles (respectivement vingt trois et soixante cinq).

Septembre puis octobre et novembre voient diminuer progressivement les rendements ovariens pour toutes les espèces, en rapport avec le dessèchement du milieu. Il subsiste en octobre quelques cas de fonctionnement optimal chez *Chrotogonus senegalensis* et *Oedaleus senegalensis*. La première espèce fait preuve d'une grande plasticité écologique, la seconde a connu des conditions de maturation meilleures dans d'autres aires de reproduction avant de venir pondre dans l'aire d'étude (Launois, 1978a).

Durant toute la période observée, les sept espèces acridiennes se répartissent en

deux groupes : *Acrotylus patruelis*, *Morphacris fasciata*, *Chrotogonus senegalensis* et *Catantops haemorrhoidalis* avec plus de 70 p. 100 de moyenne d'ovarioles fonctionnels et *Acrotylus blondeli*, *Pyrgomorpha cognata* et *Oedaleus senegalensis* avec moins de 70 p. 100.

Dans l'ensemble, les réponses des acridiens aux variations de conditions écométéorologiques sont peu contrastées. Cela signifie que chaque type d'environnement permet le fonctionnement d'une partie des ovarioles dans des proportions très comparables d'une espèce à l'autre, lorsque ces acridiens appartiennent à un même peuplement de milieux anthropisés. Contrairement à ce qui apparaissait à première vue, les acridiens étudiés présentent beaucoup de points communs dans leurs réponses au milieu. Un milieu trop sec est traduit par une diminution de la fécondité et un milieu humide par une augmentation. Les différences spécifiques se manifestent à une échelle mensuelle et correspondent à l'expression du tempérament écologique propre à chaque espèce.

5. — Nombre moyen de pontes par femelle

Le nombre moyen de pontes par femelle varie du simple au double selon les espèces (tabl. 4). Sur l'ensemble de la période d'étude il reste cependant inférieur à deux pontes. Le faible nombre de pontes effectuées dans la nature contraste beaucoup avec les performances élevées obtenues en laboratoire, mais des situations similaires sont connues pour d'autres espèces telles que *Chorthippus* spp. (Richards et Waloff, 1954), *Schistocerca gregaria* (Popov in Dempster, 1963), *Doclostaurus maroccanus* (Merton, 1959), *Gomphocerus sibericus* (Stevanovic, 1961), *Nomadacris septemfasciata* (Stortenbeker, 1967 ; Randrianasolo, 1978), *Locusta migratoria capito* (Launois, 1972, 1974 ; Lecoq, 1975), *Oedaleus senegalensis* (Launois-Luong, 1978a) *Cyrtacanthacris tatarica tatarica* (Randrianasolo, 1978).

TABLEAU 4

Nombre moyen de pontes par femelle

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Moyennes
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	1,5	1,6	1,6	1,8	1,8	1,7	1,6
<i>Pyrgomorpha cognata</i>	1,0	1,3	1,4	1,4	1,6	1,8	1,4
<i>Catantops haemorrhoidalis</i>	1,5	1,6	1,8				1,7
<i>Acrotylus blondeli</i>	1,0	1,2	1,9	1,8	1,7		1,7
<i>Acrotylus patruelis</i>		1,7	1,9	2,0			1,8
<i>Morphacris fasciata</i>		1,8	1,9	1,5			1,8
<i>Oedaleus senegalensis</i>	1,3	1,5	1,6	1,7	1,8	1,8	1,7

Du début de la saison des pluies au début de la saison sèche, on note une augmentation progressive mais relativement faible du nombre moyen de pontes. Elle traduit un vieillissement général des populations sans pour autant qu'il s'agisse toujours des mêmes individus du début à la fin de la période d'observation. Les exceptions formées

par *Acrotylus blondeli* en octobre et *Morphacris fasciata* pour les 3 mois de présence sont dues à un renouvellement des populations. Sur le plan individuel, des cas de femelles ayant pondu plus de trois fois durant leur vie sont observés chez toutes les espèces mais en très faible nombre.

6. — Evolution mensuelle du taux de participation à la ponte

Le rapport du nombre de femelles ayant pondu (par examen des valves génitales) au nombre total de femelles ($\times 100$) donne un indice de participation à la ponte (tabl. 5).

TABLEAU 5
Pourcentage de femelles participant à la ponte

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Moyennes
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	76 21	17 234	23 334	34 125	48 126	6 137	25
<i>Pyrgomorpha cognata</i>	9 54	2 730	6 757	4 322	1 281	1 269	4
<i>Catantops haemorrhoidalis</i>	20 10	54 78	58 26		0 120	0 102	18
<i>Acrotylus blondeli</i>	29 59	25 134	62 90	33 30	3 385	0 97	16
<i>Acrotylus patruelis</i>	20 10	52 86	58 45	18 68			41
<i>Morphacris fasciata</i>		67 43	69 16	5 59		0 20	25
<i>Oedaleus senegalensis</i>	36 70	12 234	25 178	12 273	39 1 757	78 74	34

Pourcentage de femelles participant à la ponte.
Ensemble des femelles capturées.

Il est présumé que le mode de capture par filet, sous réserve qu'il soit pratiqué par des professionnels, donne une image correcte de la structure des populations imaginales. La diversité de composition des populations selon l'espèce ou la période de l'année permet de négliger un biaisage toujours possible vis-à-vis des états les plus excitables (jeunes ailés) ou au contraire les plus sédentaires (femelles gravides).

Les différences entre espèces sur l'ensemble de la période d'étude sont très importantes : 41 p. 100 des imagos femelles d'*Acrotylus patruelis* sont en phase de reproduction contre 4 p. 100 chez *Pyrgomorpha cognata*. Même si quelques erreurs ont pu se produire lors des examens de matière spumeuse qui peut être plus ou moins visible et persis-

tante selon les espèces, ces différences restent importantes et traduisent la signification écologique de la région de Maradi pour chacun de ces acridiens. Cette région semble très favorable à la reproduction d'*Oedaleus senegalensis* et d'*Acrotylus patruelis*, favorable à celles de *Chrotogonus senegalensis* et *Morphacris fasciata* et un peu moins pour *Catantops haemorrhoidalis* et *Acrotylus blondeli*. Elle est très peu utilisée par *Pyrgomorpha cognata*.

En réalité, les situations sont beaucoup plus complexes car, d'une part, de nombreuses populations transitent sur la station sans y déposer d'œufs et, d'autre part, la valeur écologique d'une région donnée dépend de facteurs dynamiques de l'environnement telle que la pluviosité. C'est pourquoi, le classement proposé pour 1975 n'a pas une valeur générale.

Si l'on considère que toutes les femelles présentes sur une station sont susceptibles de pondre, la quantité totale d'œufs produits par cent femelles de chaque espèce pendant les 6 mois étudiés peut être calculée en connaissant le nombre moyen d'œufs par ponte (tabl. 2) et le nombre de pontes produites par vie (tabl. 4) :

<i>Pyrgomorpha cognata</i>	6 020 œufs
<i>Morphacris fasciata</i>	4 860 œufs
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	4 800 œufs
<i>Catantops haemorrhoidalis</i>	4 590 œufs
<i>Oedaleus senegalensis</i>	4 250 œufs
<i>Acrotylus patruelis</i>	3 600 œufs
<i>Acrotylus blondeli</i>	2 550 œufs

Les différences bien qu'importantes ne présentent qu'un rapport de 2,4 entre les valeurs extrêmes.

Comme la quantité réelle d'œufs déposés dans le sol dépend de la fraction de population participant à la ponte dans la région, on doit tenir compte de la structure et de la dynamique réelle des populations. Le même calcul que précédemment portant sur cent femelles de tous âges, modifie complètement le premier classement :

<i>Acrotylus patruelis</i>	1 476 œufs
<i>Oedaleus senegalensis</i>	1 445 œufs
<i>Morphacris fasciata</i>	1 215 œufs
<i>Chrotogonus senegalensis</i>	1 200 œufs
<i>Catantops haemorrhoidalis</i>	826 œufs
<i>Acrotylus blondeli</i>	408 œufs
<i>Pyrgomorpha cognata</i>	241 œufs

Ce résultat montre bien l'importance du nombre d'individus participant à la ponte, les différences devenant alors plus importantes avec un rapport entre les valeurs extrêmes atteignant 6,1. Si cette conclusion a une valeur générale, il faut cependant souligner que la classification des espèces ne reflète que la situation observée et que l'ordre des espèces change certainement en fonction des conditions écologiques qu'elles subissent.

Aussi peut-on conclure de ces bilans que les variations du nombre d'œufs déposés en une région donnée dépendent plus du nombre total des reproductrices que du nombre d'œufs par ponte et du nombre de pontes par femelle. Ces conclusions vont

dans le même sens que celles obtenues dans l'étude de la fécondité du criquet migrateur à Madagascar *Locusta migratoria capito* (Saussure) (Launois, 1972) et d'une des espèces signalées ici et qui a fait l'objet de recherches particulières *Oedaleus senegalensis* (Krauss) (Launois-Luong, 1978a).

Conclusions

Les sept espèces acridiennes étudiées ici simultanément du point de vue du fonctionnement ovarien appartiennent à un même peuplement des zones anthropisées de la région de Maradi située au sud du Niger.

Elles présentent des différences importantes dans le nombre d'ovarioles par femelle et dans la production des œufs à chaque ponte. Pourtant, soumis à des conditions écométéorologiques semblables (juin à novembre 1975), ces acridiens ont un rendement ovarien moyen voisin. Il semble donc qu'il y ait une relation entre le nombre d'œufs réellement produits et le nombre total d'ovarioles. Une période sèche marque une diminution du nombre d'ovocytes arrivant à maturation ; inversement une période humide engendre un accroissement de celui-ci, du moins dans les limites hydriques rencontrées. On ne peut préjuger du sens de l'évolution de la production des œufs en cas d'hyperhumidité (pluviométrie très excédentaire ou biotope hyperhygrotrophe).

Il n'est pas rare de rencontrer sur le plan individuel des rendements ovariens extrêmes égal à un ou à zéro. Le nombre moyen de pontes est généralement inférieur à deux durant la vie de la femelle. Quelques individus de chaque espèce pondent plus de trois fois.

Le taux de participation à la ponte influence considérablement le nombre réel d'œufs déposés dans une région donnée et est considéré comme le facteur principal agissant sur le stock d'œufs dans le sol. Une certaine plasticité écologique de la fécondité des sept espèces acridiennes prises ici comme exemple dans le Sahel des cultures permet de penser que ce facteur de dynamique des populations est probablement moins important que d'autres pour rendre compte des variations d'effectifs des acridiens de type « sauteriaux ». Celles-ci tiennent surtout à la distribution spatio-temporelle des femelles gravides à relier, pour certaines espèces au voltinisme (nombre de générations avec ou sans diapause) et pour la majorité des autres au bilan saisonnier d'émigration et d'immigration. Ce bilan des arrivées et des départs de population imaginale influe considérablement sur l'importance des réserves en œufs du sol, par le nombre de femelles participant à la ponte, et révèle souvent la nocivité des espèces en un lieu donné.

Reçu pour publication en mars 1979.

Remerciements

Je remercie vivement Mlle G. Laugé et M. P. Jourdeuil qui ont aidé à l'amélioration du texte par leurs avis et conseils.

Summary

Comparative study of the ovarian activity of seven sahelian Grasshoppers under the same eco-meteorological conditions

The simultaneous study of the ovary functioning of seven sahelian grasshoppers (two *Pyrgomorphidae*, one *Catantopinae*, four *Oedipodinae*) living under the same eco-meteorological conditions (region of Maradi, south Niger, from June to November 1975) reveals important differences in the ovariole number and egg production.

Generally, fecundity increases in wet period and lessens in dry period. Some species are more sensitive than others, but in the whole, the average number of egg pods per female is a little lower than two. The mean ovary yield, defined by the egg number per pod with regard to the ovariole number, is quite the same, that is supposed that grasshoppers belonging to a same population in ruderal area react quite in the same way to the environment. This response does not oppose to the expression of specific ecological requirements which influence peculiarly the number of females taking part to laying in a given area.

Références bibliographiques

- ARNAUD M., FOREST F., LAUNOIS M., 1978. Automatisation d'un modèle écologique original propre à *Oedaleus senegalensis* (Krauss, 1877) (Orthoptera, Acrididae). *Rapport Gerdai/Prifas*, n° 104, 34 pp.
- CHAPMAN R. F., 1962. The egg pods of some Tropical African grasshoppers (Orthop : Acridoidea). Egg pods from grasshoppers collected in southern Ghana. *J. Entomol. Soc. S. Afr.*, **24**, 259-284.
- CHAPMAN R. F., ROBERTSON I. A. D., 1958. The egg pods of some Tropical African grasshoppers. *J. Entomol. Soc. S. Afr.*, **21**, 259-284.
- DAVEY J. T., DESCAMPS M., DEMANGE R., 1959. Notes on the Acrididae of the French Sudan with special reference to the Central Niger Delta. *Bull. IFAN A* **21**, 60-112 et 565-600.
- DEMPSTER J. P., 1963. The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biol. Rev.*, **38**, **4**, 490-529.
- DURANTON, J. F., 1976. Contribution à l'étude des groupements végétaux des environs de Maradi (Niger). *Rapport Gerdai/Prifas*, n° 41, 15 p.
- DURANTON J. F., LAUNOIS M., LAUNOIS-LUONG M. H., LECOQ M., 1978. Biologie et écologie de *Catantops haemorrhoidalis* (Krauss, 1877) (Orthoptera, Acrididae) en Afrique de l'Ouest. *Ann. Soc. entomol. Fr. (Sous presse)*.
- FOREST F., 1974. Bilan hydrique efficace et prospective décadaire des besoins en eau des cultures pluviales en zone soudano-sahélienne. Cahier pédagogique (40 p.). Soixante cahiers opérationnels (74 p. chacun). D. A. D. Ministère de la Coopération, Paris.
- JOYCE R. J. V., 1952. Ecology of grasshoppers in the East Central Sudan. *Anti Locust Bull.*, **11**, 99 p.
- LAUNOIS M., 1972. Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Sauss. dans la nature. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° hors série, 55-116.
- LAUNOIS M., 1974. Influence du facteur pluviométrique sur l'évolution saisonnière du criquet migrateur en phase solitaire et sur sa grégarisation à Madagascar. *Ministère de la Coopération, Paris*, 159 p.
- LAUNOIS M., 1975. Quelques caractéristiques pluviométriques de la région de Maradi (1944-1975). *Rapport Gerdai/Prifas*, n° 15, 2 p.
- LAUNOIS M., 1978a. Modélisation écologique et simulation opérationnelle en Acridologie. Application à *Oedaleus senegalensis*. *Ministère de la Coopération et Gerdai, Paris*, 214 p.
- LAUNOIS M., 1978b. Manuel pratique d'identification des principaux acridiens du Sahel. *Ministère de la Coopération et GERMT, Paris*, 304 p.
- LAUNOIS-LUONG M. H., 1978a. Etude de la production des œufs d'*Oedaleus senegalensis* (Krauss) au Niger (région de Maradi). 41 (A) 2 : sous presse *Bull. IFAN*.
- LAUNOIS-LUONG M. H., 1978b. Méthode pratique d'interprétation de l'état des ovaires des acridiens du Sahel. *Ann. Zool. Ecol. anim.* 1978, **10**, 569-583.
- LECOQ M., 1975. Les déplacements par vol du criquet migrateur malgache en phase solitaire. Leur importance sur la dynamique des populations et la grégarisation. *Ministère de la Coopération, Paris*, 272 p.
- LECOQ M., 1978. Biologie et dynamique d'un peuplement acridien de zone soudanienne en Afrique de l'Ouest (Orthoptère, Acrididae). *Ann. Soc. Entom. Fr.*, N. S. **14**, (4), 603-681.

- MERTON L. F. H., 1959. Studies on the ecology of the Moroccan Locust (*Docostaurus maroccanus* Thunberg) in Cyprus. *Anti Locust Bull.*, **34**, 123 p.
- PHIPPS J., 1958. Studies on East African Acridoidea (*Orthoptera*) with special reference to egg production, habitats and seasonal cycles. *Trans R. Entomol. Lond.*, 1959, **11**, 27-56.
- PHIPPS J., 1968. The ecological distribution and life cycles of some tropical african grasshoppers (*Acridoidea*) *Bull. Entomol. Soc. Nigeria*, **1**, 71-97.
- RANDRIANASOLO E., 1978. Biologie et écologie comparée de deux acridiens *Cyrtacanthacris tatarica tatarica* (Linné) et *Nomadacris septemfasciata* (Serville) (*Orthoptera* : *Cyrtacanthacridinae*) dans le Sud-Ouest de Madagascar. Thèse de Doctorat d'Université. Université Paris XI, Orsay, 189 p.
- RICHARD O. W., WALOFF, N., 1954. Studies on the biology and population dynamics of british grasshoppers. *Anti-locust Bull.*, **17**, 187 p.
- ROBERTSON I. A. D. et CHAPMAN R. F., 1962. Notes on the biology of some grasshoppers from the Rukwa Valley S. W. Tanganyika (*Orth. Acrididae*). *EOS*, **38**, 51-114.
- SARAIVA C., 1962. Plague Locusts. *Oedaleus senegalensis* (Krauss) and *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in the Cape Verde Islands. *Estudos agron.*, **3**, 61-89.
- STEVANOVIC D., 1961 in UVAROV 1977. Grasshoppers and Locusts. *Center for Overseas Pest Research*, 613 p.
- STORTENBEKER C. W., 1967. Observations on the population dynamics of the red Locust *Nomadacris septemfasciata* (Serville) in its outbreak areas. *Agricultural research report. Center for Agricultural publications and documentation. Wageningen*, 118 p.
-

Etude de l'ovogenèse de *Psila rosae* Fab. (Diptère Psilidés) : rôle de la température, de l'alimentation et de la plante hôte

E. BRUNEL

avec la collaboration technique de Y. BLOT et G. DORSO

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, I.N.R.A.
E.N.S.A., 65, rue de Saint-Brieuc 35042 Rennes Cedex

Résumé

L'ovogenèse n'avait pas été étudiée antérieurement chez *Psila rosae* (Diptère Psilidés). Les organes génitaux internes mâle et femelle sont décrits. L'ovogenèse a été étudiée à trois températures (15, 17 et 20 °C), deux conditions de photopériode (16 h de lumière et lumière continue), trois conditions d'alimentation (eau, eau sucrée et lait sucré) et trois conditions de ponte (sans substrat, avec substrat, avec substrat et plante hôte). Le cycle de l'ovogenèse est décrit, la première ponte est possible dès le 2^e jour, la deuxième dès le 6^e jour et la troisième dès le 12^e jour. Des phénomènes de résorption ovocytaire sont observés dès que l'alimentation est insuffisante ou que le comportement de ponte ne peut se dérouler normalement. La présence permanente de la plante hôte ralentit sensiblement l'ovogenèse et prolonge la longévité des adultes. Une alimentation riche en protéine est nécessaire, son absence accentue la mortalité en particulier lorsque l'activité de recherche de la plante hôte est intense ; en absence d'alimentation riche en protéines, on montre que les conditions antérieures sont insuffisantes pour permettre à l'adulte d'exprimer ses potentialités. Une photopériode longue provoque une accélération de l'ovogenèse ainsi qu'une diminution de la longévité.

Introduction

L'ovogenèse de la mouche de la carotte (*Psila rosae* FAB.) n'a pas encore été étudiée et peu de données existent sur la fécondité et les facteurs de fécondité. Whitcomb (1929) apporte le premier des renseignements sur la longévité moyenne des femelles placées à différentes températures et la ponte moyenne par jour. Il appelle : taux de reproduction le produit de la longévité moyenne et de la ponte par jour ; l'optimum se situe à 18 °C où il obtient un taux sept fois supérieur à celui de 23 °C.

La fécondité de couples isolés, pour une longévité moyenne de 23 jours, est de cent six œufs par femelle sur trois cycles successifs situés vers le 3^e, le 8^e et le 14^e jour (Korting, 1940). Bohlen (1967) fait une observation analogue pour huit couples isolés : longévité moyenne de 18 jours et fécondité de quatre-vingt-six œufs. Par contre il obtient pour une concentration de vingt adultes quatre-vingt-dix-neuf œufs par femelle.

Plus récemment, Naton (1968) essaie de savoir si la qualité de différentes lumières artificielles intervient sur la ponte globale en laboratoire ; les différences obtenues dans ses résultats ne sont pas significativement différentes au niveau statistique. Le

seul point important de son étude est d'indiquer l'optimum de la surface de la cage en fonction du nombre de mouches ; il serait de 60 cm² par mouche. Le dernier auteur à parler de la fécondité est Städler (1972), il améliore les conditions de multiplication de masse de la mouche de la carotte au moyen d'une alimentation des adultes riche en protéines qui permet d'obtenir une moyenne de soixante-quinze œufs par femelle.

Nous avons voulu, pour notre part, aborder l'étude de l'ovogenèse et de la fécondité (Brunel, en préparation) afin de permettre une évaluation du potentiel de reproduction de *P. rosae* en laboratoire et en conditions naturelles ainsi que la réalisation d'élevage au laboratoire.

Cette étude aborde quelques-unes des potentialités de la femelle en examinant le développement des ovocytes sous différentes conditions de température, d'alimentation et de ponte, il ne sera donc pas abordé la mesure de la fécondité qui est conduite dans une expérience parallèle ; elle soulève le problème des mécanismes physiologiques. Elle permettra d'expliquer les phénomènes comportementaux observés dans la nature, à savoir les déplacements alternés entre la culture et les zones abris au cours de la journée. La fécondité, qui est la résultante de ces potentialités, sera présentée ultérieurement.

I. — Matériel et méthodes

1. — Conduite des élevages

Les insectes utilisés proviennent de larves ou de pupes récoltées au cours de l'été dans les champs de carotte du département de la Manche. La fin du développement est réalisée en laboratoire à 15° ou à 20°. Les adultes sont mis dès leur sortie dans des cylindres en rhodoïd d'une contenance de 2 l dont la partie supérieure est fermée par du tulle. Ces cylindres sont disposés sur une cuvette de plastique dans laquelle il est facile de disposer un substrat de ponte constitué de terre ou de sable ainsi que d'une plante-hôte. La ponte a lieu dans le sol à proximité de la plante ou à la base du cylindre. Les œufs sont récoltés après tri du sable ou de la terre.

L'alimentation des mouches est assurée par du lait entier, additionné de levure de bière sèche et de 10 p. 100 de sucre, placé dans des tubes fermés par un tampon de coton. Ces tubes munis d'une rondelle d'arrêt de caoutchouc sont mis à l'envers dans un anneau de rhodoïd collé sur le tulle de fermeture supérieur. De l'eau est pulvérisée deux fois par jour sur les cylindres.

Les élevages sont réalisés dans des salles climatisées à différentes températures et photopériodes (tubes fluorescents (Mazda), 40 W type lumière du jour fournissant une intensité lumineuse de 500 lux).

2. — Conditions expérimentales

L'ovogenèse a été étudiée à trois températures : 15, 17 et 20 °C, sous des photopériodes LD 16 : 8 et 24 : 0 et trois alimentations différentes (eau, eau sucrée et lait sucré) et trois conditions de ponte (rien, substrat de ponte, substrat de ponte + plante-hôte).

La température de 15° a été choisie comme référence pour permettre une meil-

leure extériorisation des phénomènes. En effet à cette température la longévité est très proche de celle obtenue à la température optimale de 18° et, de plus, permet de faire la distinction entre les différents stades de l'ovogenèse, ainsi qu'une analyse fine de ceux-ci.

A 17° nous sommes pratiquement à la température la plus fréquente pour les mouches au début du printemps et à l'automne. Mais les phénomènes sont accélérés comme à 20° ou l'analyse du rôle de différents facteurs est plus difficile à dissocier.

Chaque jour un lot de cinq mouches est disséqué jusqu'à la fin de l'expérience marquée par la mort de tous les individus. Le stade de chaque rang d'ovocyte est noté selon une échelle préétablie. La longueur et la largeur ont été mesurées dans certains cas. Pour toutes les dissections nous avons effectué une coloration au rouge neutre pour déceler la présence éventuelle de phénomènes d'atrésie. Nous avons par ailleurs noté l'importance des réserves lipidiques.

L'évolution de l'ovogenèse de diptères a été étudiée par différents auteurs (Adams et Mulla, 1967) et des échelles de notation arbitraire ont été adoptées. Dans notre étude nous avons simplifié au maximum en reprenant les stades décrits par Missonnier et Stengel (1966) pour les Anthomyiidae en se basant sur des critères morphologiques. Nous notons la longueur de l'ovocyte par rapport à la longueur du follicule. Cette méthode a l'avantage d'être plus simple et plus rapide que celle employée sur *Drosophile* (King et al., 1956) ou sur *Hippelates* (Schwartz, 1965 ; Adams et Mulla, 1967). Nous adoptons « a » lorsque l'ovocyte occupe la totalité de la longueur du follicule ; l'ovocyte a achevé son développement et l'opercule de l'œuf est formé, « f » lorsque l'ovocyte représente le 1/16 de son développement ; « b », « c », « d », « e » représentent respectivement les 3/4, 1/2, 1/4 et 1/8 du développement soit 0,52, 0,35, 0,17 et 0,08 mm.

Le passage de « b » à « a » est extrêmement rapide. Cette échelle de notation permet de résumer le stade de développement des femelles par une formule simple en notant les stades visibles dans l'ovariole.

II. — Description de l'appareil génital adulte

1. — Organe génital interne du mâle (fig. 1A)

L'appareil génital des mâles de *P. rosae* est constitué des mêmes éléments que ceux de la plupart des Diptères cyclorrhaphes. Une paire de testicules débouchent par des canaux déférents assez volumineux dans un canal éjaculateur unique. A la différence d'un grand nombre d'espèces qui n'ont qu'une paire de glandes annexes, *P. rosae* en possède trois paires de forme, de dimension et d'importances inégales, débouchant au même niveau que les canaux déférents dans un bulbe éjaculateur prolongé par le canal éjaculateur puis les pièces copulatrices.

Chaque testicule est constitué par une masse ovoïde recouverte d'une tunique brune, une constriction apparaît aux deux tiers de l'apex, le canal déférent est lui-même resserré en son centre. Aucune étude histologique n'a pu encore être réalisée.

Chaque testicule est enveloppé par les deux premières glandes accessoires. La première entoure le canal déférent et revient vers l'arrière de l'abdomen du mâle, elle est de couleur blanchâtre. La seconde entoure le canal déférent par l'autre

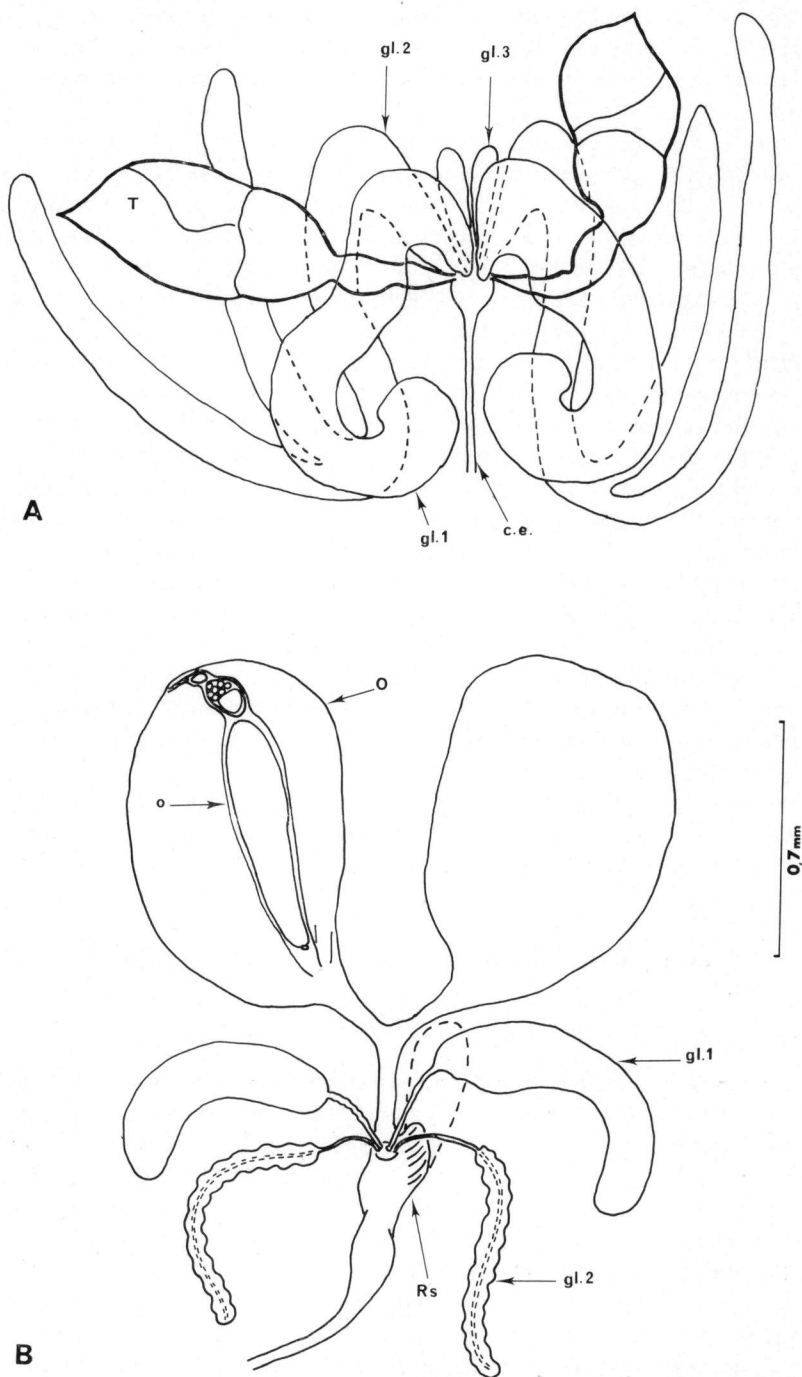


FIG. 1. — A. Description de l'appareil génital mâle de *Psila rosae*. T : testicule ; gl. 1 : Glande annexe 1 ; gl. 2 : Glande annexe 2 ; gl. 3 : glande annexe 3 ; Ce : Canal éjaculateur.

B. Description de l'appareil génital femelle de *P. rosae*. o : ovariole ; O : ovaire ; gl. 1 : Glande annexe 1 ; gl. 2 : glande annexe 2 ; Rs : réceptable séminal.

face puis se divise en deux branches qui enveloppent l'extrémité des testicules, celle-ci est très légèrement brune. Une troisième glande annexe beaucoup plus petite, ovoïde et translucide, est située à la partie antérieure du bulbe éjaculateur.

Aucune modification de l'apparence extérieure n'a été observée au cours de la vie du mâle de la mouche de la carotte.

Le rôle de ces glandes annexes a été très peu étudié chez les insectes mais pourrait intervenir à de nombreux niveaux : phéromone sexuelle, milieu constant pour les spermatozoïdes, accélération de l'ovogenèse. Le rôle le plus apparent est celui de la glande annexe 1 qui sécrète une substance blanchâtre laquelle enveloppe les spermatozoïdes lors de l'accouplement, et constitue donc l'essentiel du liquide spermatique.

La copulation permet la fertilisation des œufs par l'émission des spermatozoïdes ; elle permet également d'influencer l'activité reproductrice par l'émission de substances émises par les glandes annexes. Huignard (1974) a pu montrer chez les femelles d'*Acanthoscelides obtectus* que la copulation inhibe momentanément la réceptivité sexuelle et favorise toujours l'émission des œufs en particulier en régularisant le rythme de ponte et le regroupement des pontes, elle augmente en outre la production ovarienne. Les sécrétions mâles introduites contiennent une substance peptidique qui peut provoquer une inhibition de la réceptivité sexuelle chez *Aedes aegypti* par action sur le dernier ganglion abdominal (Gwadz, 1972) ou au niveau du cerveau, chez *Musca domestica* (Leopold et al., 1971). Ces sécrétions peuvent induire l'émission des œufs par introduction dans le tractus génital femelle chez un certain nombre de diptères tels que *A. aegypti* (Leahy et Craig, 1965), *Drosophila melanogaster* (Merle, 1969 ; 1970), *M. domestica* (Riemann et al., 1969). Elles peuvent également provoquer un net accroissement de la production ovarienne (Merle, 1970). Les sécrétions des mâles pourraient avoir un rôle trophique comme le suppose Landa chez *Melolontha*.

2. — Organe génital interne de la femelle (fig. 1B)

Les deux ovaires d'une femelle contiennent un nombre identique d'ovarioles. Ce nombre varie d'une mouche à l'autre. Le nombre moyen total d'ovarioles de la mouche de la carotte calculé d'après les quatre cent seize mouches disséquées au cours de cette étude est de 42,7, il varie de 22 à 64 et la répartition de fréquence observée est donnée sur la figure 2.

Les ovarioles sont de type méroistique polytrophique, classique chez les diptères. Chaque ovocyte est surmonté de quinze cellules nourricières, ou trophocytes, issues comme lui de la même ovogonie originelle. Ces seize cellules sont entourées d'un épithélium folliculaire, l'ensemble constituant un follicule.

A l'émergence trois follicules sont constitués dans chaque ovariole et se terminent à l'apex par une masse de cellules, le germarium, puis un filament, la tête de l'ovaire est recouverte d'un réseau de trachées.

L'ovaire se continue en un oviducte qui, réuni à celui provenant de l'autre ovaire, donne un conduit unique.

L'oviducte commun se différencie ventralement en un réceptacle séminal et une bourse copulatrice confondue et, dorsalement, deux paires de glandes y débouchent. Le réceptacle séminal non chitinisé comme chez les muscides, peut, après accouplement, prendre une extension considérable allant jusqu'à atteindre la lon-

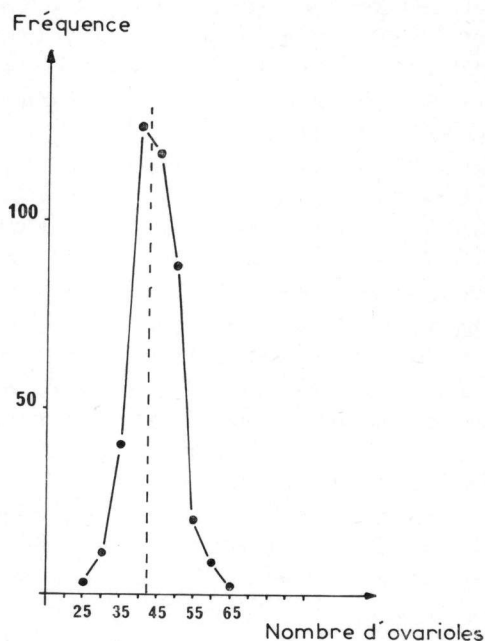


FIG. 2. — Répartition de fréquence du nombre d'ovarioles de *P. rosae*.
(Nombre de femelles : 416).

gueur d'une ovariole, il se présente comme une dilatation ovoïde de l'oviducte : il n'y a pas de glande de la spermathèque.

Les deux paires de glandes accessoires débouchent au niveau du réceptacle par des conduits fins. Ceux-ci se prolongent jusqu'à l'extrémité des glandes, la première légèrement blanchâtre et assez volumineuse, la seconde, beaucoup plus fine, est constituée par une série de replis globuleux fortement colorés par le rouge neutre, mettant en évidence la lumière du conduit central ; cette dernière glande est d'apparence hyaline.

III. — Cycle de développement de l'ovogenèse

1. — Vitellogenèse

Comme chez la plupart des diptères, les adultes femelles de *P. rosae* possèdent à l'émergence des ovaires très petits translucides : 0,45 mm à l'émergence et jusqu'à 1,5 mm après 3 jours. Avant que la femelle ne puisse pondre, l'œuf doit emmagasiner le vitellus, aliment du futur embryon. Très rapidement, le premier follicule d'un ovariole croît. La cellule ovocytaire se distingue alors dans l'axe de la partie distale, par une condensation cytoplasmique opalescente devenant d'un blanc pur par la suite. On peut l'observer dès la fin de la première journée de vie imaginale.

Le follicule prend ensuite un aspect ovoïde et la croissance se poursuit en tous

points semblable à celle décrite pour les Hylémyiidés (Missonnier, Stengel, 1966). Il passe du stade (f) 0,06 mm au stade (a) 0,7 mm avec des largeurs correspondantes de 0,04 et 0,18 mm.

2. — Cycle de développement des ovaires

Chez *P. rosae* le développement des follicules de même rang semble se dérouler de manière simultanée dans tous les ovarioles à la différence des Hylémyiidés où les ovarioles les plus internes évoluent les premiers.

L'évolution du follicule de rang $n + 1$ n'est visible que lorsque celui de rang n est au stade ovocyte chorionné. Le développement à âge égal est assez homogène d'un individu à l'autre si l'on considère le stade mais peut être variable quant à la taille du follicule de même rang.

La ponte du rang I est possible dès le 2^e jour, du rang II dès le 6^e jour, du rang III vers le 12^e jour.

Dès que les conditions d'alimentation et de milieu sont bonnes la ponte s'effectue. Cependant le développement est très sensible à l'ensemble des facteurs externes qui, nous le verrons, peuvent intervenir à différents niveaux.

3. — Phénomènes de résorption

La fécondité de *P. rosae* peut être modifiée par l'existence de nombreux facteurs internes ou externes. Une des conséquences de la variation de la fécondité est due à des troubles plus ou moins importants de la vitellogenèse. Au cours de nos observations, nous avons pu constater l'existence de ceux-ci et nous avons essayé de les identifier en utilisant la coloration au rouge neutre à la dissection selon la technique décrite par Joly (Missonnier et Stengel, 1966) ou le carmin acétique (Labeyrie, 1960).

D'une manière générale la résorption folliculaire ou phénomène de dégénérescence peut intervenir de deux manières au cours de la vitellogenèse des insectes soit après son déclenchement en début de phase, ce sera la résorption folliculaire, soit au moment de la formation du chorion ou après celle-ci (résorption ovocytaire).

Chez *P. rosae* ces deux phénomènes ont pu être observés dès que les conditions satisfaisantes ne sont pas réunies au niveau alimentaire ce qui est principalement le cas de tous les insectes devant s'alimenter pour pondre (Missonnier et Robert, 1971). Ils se manifestent par une forte coloration au rouge neutre. La taille de l'ovocyte ainsi que celle des cellules nourricières sont réduites lorsque cette dégénérescence se produit tôt. Aucune étude histologique n'a pu être faite pour déterminer la localisation de la coloration, nous pensons qu'il s'agit de vacuoles, le rouge neutre étant un colorant spécifiquement vacuolaire.

Lorsque le premier rang d'ovocyte est chorionné on peut constater une réduction de sa taille et il prend une allure flasque mais il n'y a pas résorption de ce rang. Le deuxième rang dans ce cas est toujours également atteint. Dans le cas extrême, la coloration au rouge neutre peut atteindre le germarium ce qui est sans doute le résultat de phénomènes anormaux. Nous n'avons pas mis en évidence la possibilité d'un arrêt des phénomènes de résorption dans le cas de *P. rosae* par une modification des conditions expérimentales plus favorables.

4. — Evolution des corps adipeux

La présence des corps adipeux, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, dépend essentiellement de l'alimentation au cours des stades larvaires. Les granules se localisent surtout à la base des ovarioles entourant la base des organes génitaux internes et des glandes annexes, leur présence est maximale pour les deuxième et troisième générations annuelles qui ont un développement plus long, supérieur à un mois pendant le stade larvaire. Dans le cas de la première génération (œufs pondus en mai et juin, adultes en août-septembre) l'importance des corps adipeux est beaucoup plus réduite.

Au cours de la vie des adultes, ces corps chargés de réserves protéiques diminuent progressivement comme chez *Oscinella pusilla* (Bordon, 1971) alors que les ovocytes se forment. Leur diminution est particulièrement importante chez les adultes alimentés en eau simplement et ils sont devenus inexistantes à partir du 6^e jour. L'épuisement de ces réserves entraîne la mort des femelles avec ou sans ponte si les conditions de cette dernière ne sont pas réunies (tabl. 1). Chez les adultes ayant une alimentation en lait sucré les réserves sont présentes beaucoup plus longtemps à la différence des *Drosophiles* (Wigglesworth, 1965).

TABLEAU 1

Importance des réserves adipeuses des femelles de *Psila rosae* Fab.
au cours de l'ovogénèse suivant différentes alimentations à 15° et une photopériode de 16 h de lumière

Age en jours	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22
Lait + substrat (S) + plante hôte (P. H.)	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
Lait + substrat	++	++	++	++	++	++	+	—	—	o	
Lait	++	++	++	+	+	+	—	o			
Eau sucrée + S. + P. H.	++	++	++	++	+	—		o			
Eau sucrée + S.	++	++	++	+	—		o				
Eau sucrée	++	+	—		o						
Eau + S. + P. H.	++	+	+		o						
Eau + S.	++	++	—		o						
Eau	++	+	—		o						

Abondance des lipides : ++ abondance forte o Mortalité.
+ moyenne
— rare

Le fait de donner une alimentation riche aux adultes ralentit l'utilisation des corps adipeux. On peut en trouver jusqu'au 30^e jour. On sait en effet que la nourriture ingérée, en particulier les hydrates de carbones, est immédiatement utilisée chez les diptères pour leur activité de déplacement. La présence des corps gras peut s'observer jusqu'à la fin du développement du troisième rang d'ovocytes.

IV. — Rôle des facteurs extérieurs sur l'ovogenèse

1. — Influence de l'alimentation et des conditions de ponte à 15°.

Quelles que soient les conditions dans lesquelles nous avons placé les mouches nous observons des accouplements. On note cependant que la proportion peut varier suivant les cas.

Dans les meilleures conditions d'alimentation, on constate qu'en présence de substrat de ponte et de plante hôte, 90 p. 100 des femelles sont accouplées au 12^e jour. En absence de plante hôte puis de substrat de ponte et de plante hôte nous avons 70 et 60 p. 100 seulement de femelles accouplées.

En présence d'eau sucrée, les proportions sont inverses, 25 p. 100 en présence de substrat de ponte et de plante hôte, 60 p. 100 sans plante hôte, 90 p. 100 sans rien.

En présence d'eau seulement, il y a accouplement dans tous les cas.

Dans les trois conditions d'alimentation au-delà du 12^e jour la totalité des femelles sont accouplées.

Les résultats signalés seront à confirmer. On notera cependant que la tendance générale est que les accouplements sont plus fréquents lorsque les insectes ne sont pas en présence de la plante hôte au début de leur vie. Cela va à l'inverse de ce que Moreau (1967) avait signalé sur l'importance de la plante hôte pour l'accouplement chez *Oscinella frit*. Comme dans le cas des *Hylemyia*, l'accouplement peut avoir lieu très rapidement (Missonier et Stengel, 1966) après l'éclosion et il ne semble pas intervenir sur l'ovogenèse puisque l'essentiel des accouplements ont lieu quelles que soient les températures à la fin de la maturation des œufs. Les résultats obtenus sur l'évolution de l'ovogenèse sont présentés sur la figure 3. Nous commenterons ces figures pour les trois conditions d'alimentation.

1.1. Alimentation riche : lait sucré (fig. 3A f1, f2, f3, courbe c).

Toutes les femelles ont une masse importante de matière adipeuse sous forme de granules lipidiques. Au 5^e jour nous avons, en présence d'un substrat de ponte et de plante hôte, un développement correspondant à la formule (a), (ed), (f) ; au 10^e jour le premier rang peut être pondu et nous avons les stades (d) et (f) puis 5 jours plus tard (b), (e), (f). La ponte du deuxième rang intervient au 20^e jour, le troisième et le quatrième sont au stade (d) et (e). L'importance des matières de réserve montre que les femelles sont en mesure de poursuivre le développement des rangs suivants. La mortalité dans les lots entraîne une diminution des observations sur les mouches âgées. Quelques individus subsistent au-delà du 30^e jour.

Au cours de nos dissections nous avons constaté que les ovarioles centraux sont pondus les premiers, suivis par ceux de la périphérie, ce qui peut s'interpréter de deux manières, soit qu'il y ait un léger décalage dans le développement, soit qu'il ne s'agisse que d'un positionnement par rapport à l'oviducte. N'ayant pas remarqué d'hétérogénéité dans le développement des ovocytes de même rang, nous pensons que la deuxième hypothèse est la plus vraisemblable.

Dans de rares cas, chez les femelles de petites tailles ayant peu ou pas de réserves, une partie des œufs formés dégénère et provoque un blocage physique de la ponte.

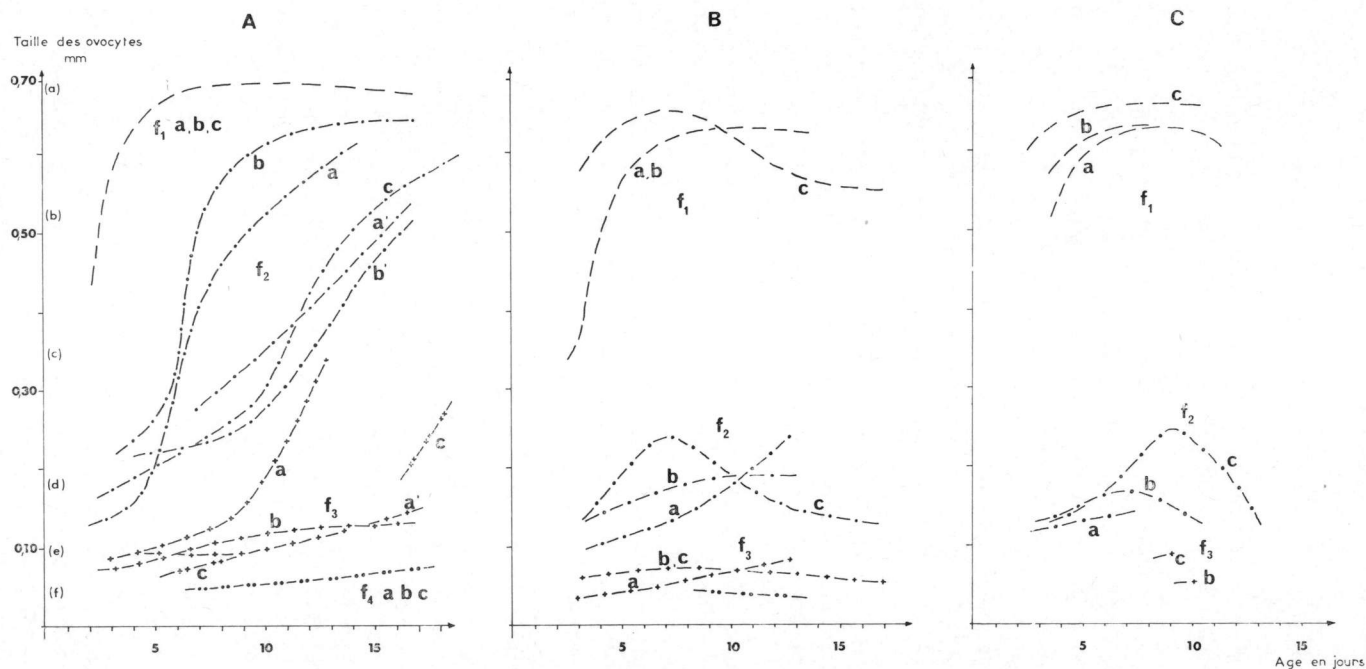


FIG. 3. — Cycle de l'ovogenèse de *P. rosae* à 15°.

- A. Alimentation en lait sucré ; B. Alimentation en eau sucrée ; C. Alimentation en eau
 f₁, f₂, f₃ : premier, deuxième et troisième rang d'ovocyte.
 a et a' : alimentation seule
 b et b' : alimentation plus un substrat de ponte
 c : alimentation plus un substrat de ponte et la plante hôte.

Lorsque les femelles sont de « bonne qualité », on observe la présence de matières de réserve jusqu'à la mort des mouches.

En présence de substrat de ponte mais sans plante hôte (fig. 3A, courbes b et b') les différents rangs d'ovocytes sont au même stade de développement que précédemment au 5^e jour. Par contre au 10^e jour les mouches se décomposent en deux lots, deux tiers, un tiers, le premier a un développement correspondant à la formule (a), (d), (e), la ponte peut avoir lieu pour le premier rang, l'autre a la formule (a), (b), (e). Dans le premier cas nous avons observé une ponte partielle à la différence des conditions précédentes. Cet écart dans le développement est visible jusqu'au 5^e jour. A partir de la ponte du premier rang, le deuxième a une croissance plus rapide. Cela signifie que la femelle est capable de stocker les œufs « dans l'attente » de conditions favorables. Dans les meilleurs cas les femelles ont encore des matières de réserves. A la suite de la ponte des œufs formés les femelles meurent. A partir du 15^e jour, si les œufs ne sont pas pondus, un début de dégénérescence peut se manifester, caractérisé par une réduction de 1/4 de la largeur des œufs. Lorsque la longévité est plus grande, dépasse 20 jours, les rangs f1 et f2 sont pondus, le troisième se développe et atteint son complet développement entre le 20^e et le 25^e jour ; le quatrième rang atteint le stade (d) tandis que le cinquième est au stade (e).

Il n'y a plus trace de matière adipeuse sauf cas exceptionnel. Ainsi l'état initial de la population est primordial car il va conditionner les possibilités de survie et de ponte. Par différence avec le cas précédent on constate que dès le 10^e jour, en absence de plante hôte, une fraction des mouches a un développement plus rapide du deuxième rang d'ovocyte.

En absence de substrat et de plante-hôte (fig. 3A : courbes a et a'), nous ne constatons pas de différence avec les lots précédents jusqu'au 5^e jour. Au 10^e, le deuxième rang se décompose en deux catégories répondant aux formules (a), (d), (e) et (a), (b), (e) dans les proportions un tiers, deux tiers. Il y a stockage des deux premiers rangs. Au 5^e jour, très peu d'ovocytes du rang (f2) n'ont pas terminé leur développement. Dans 20 p. 100 des cas on commence à déceler au niveau des ovocytes du rang (f2) une atrésie partielle, complète au niveau du rang (f3), les ovocytes ne se développent pas et sont fortement colorés au rouge neutre. Les ovocytes du rang (f1) sont moins larges que précédemment. La mortalité est plus abondante que dans les lots précédents.

Dans 50 p. 100 des survivantes, il y a un début de développement des ovocytes du rang (f3) qui peuvent atteindre près de la moitié de leur croissance (c). Autrement le développement reste stationnaire, les réserves s'épuisent (granules lipidiques absents à la dissection). La mortalité est très rapide (tabl. 1).

L'absence de conditions satisfaisantes pour la ponte a une répercussion profonde sur le comportement mais aussi sur la physiologie de la mouche puisque les réserves disparaissent très rapidement et une atrésie peut se présenter. Chez les muscides, la ponte peut s'échelonner sur plusieurs jours pendant lesquels le rang suivant se développe. Il n'y a pas stockage alors que pour *P. rosae* si le premier rang n'est pas pondus le deuxième se développe dans la limite des réserves disponibles et la ponte a lieu de manière groupée. On constate alors que les femelles meurent. La longévité est plus grande lorsque les pontes peuvent avoir lieu normalement à la fin du développement de chaque rang.

1.2. Eau sucrée.

En présence d'eau sucrée, d'un substrat et de la plante hôte (fig. 3B, courbe c) les femelles alimentées uniquement avec de l'eau sucrée ont un développement de leurs ovocytes comparable à celui décrit précédemment jusqu'au 7^e jour (courbe c, fig. 3A).

A partir du 10^e jour, l'effet de la qualité de l'alimentation commence à pouvoir se chiffrer, les granules lipidiques sont en forte diminution bien qu'au stade (a) les ovocytes de rang (f1) n'atteignent pas la taille observée chez les mouches alimentées de lait sucré. Entre le 10^e et le 15^e jour, dans deux cas sur cinq, on observe un début d'atrésie. Chez les mouches les moins avancées dans leur développement, le rang (f2) d'ovocytes régresse, les rangs (f2) et (f3) présentent une abondance de granules rouges au niveau des cellules folliculaires. Le phénomène a tendance à s'accroître, la mortalité devient plus importante à partir du 15^e jour.

En présence d'un substrat de ponte mais en absence de plante hôte (courbe b), une grande hétérogénéité dans les femelles disséquées se manifeste par la taille des ovocytes de rang (f1) qui varient du simple au double. A la différence du cas précédent, le rang (f2) atteint au 15^e jour le stade (d). Une atrésie a été constatée dans un cas sur cinq dès le 8^e jour. La mortalité est plus rapide.

En absence de substrat et de plante hôte, il a été difficile de garder les insectes plus de 12 jours. Dès le 8^e jour on observe une dégénérescence du rang (f2). Les mouches paraissent souffreteuses et sans activité notable particulière.

1.3. Eau (fig. 3C).

Dans les trois conditions où nous avons alimenté les mouches avec de l'eau seulement, nous observons le développement du premier rang d'ovocytes dès le 5^e jour malgré une hétérogénéité des tailles et le maintien du deuxième rang d'ovocytes au stade (e). Au 9^e jour les ovocytes de rang (f2) avec substrat et plante hôte atteignent le stade (d). La ponte peut avoir lieu. Le troisième rang d'ovocytes ne commence à se développer qu'en présence de substrat et de plante hôte. Dans ce cas, les mouches subsistent jusqu'au 13^e jour alors qu'autrement la mortalité est totale au 11^e et 10^e jours. Il n'y a pas d'atrésie visible.

Dans tous les cas, la vitalité est fortement diminuée. Il est mis en évidence le fait que les mouches, malgré des réserves adipeuses importantes, n'ont pas eu, au cours de leur alimentation larvaire, la totalité des éléments nécessaires à la formation et à la ponte de plus d'un rang d'ovocytes.

Dans l'ensemble des cas présentés ici la présence de la plante-hôte permet une longévité plus grande que son absence. La présence permanente de la plante n'a pas d'effet stimulant sur l'ovogenèse.

2. Comparaison de l'influence de la température à 15°, 17° et 20° (fig. 4)

A 20 et 16 h de lumière en présence d'alimentation en lait sucré, sans substrat et sans plante hôte, les ovocytes de rang (f1) atteignent la moitié de leur taille dès le 1^{er} jour. Les femelles sont riches en matières lipidiques. L'accouplement de la moitié des femelles est atteint le 2^e jour.

L'hétérogénéité entre femelles est aussi grande qu'à 15° (fig. 3Aa et a'). Les plus petites mouches présentent une atrésie révélée par une coloration au rouge neutre ou au carmin acétique des ovocytes de rang (f2). Le lendemain de l'accouplement nous avons des pontes chez les mouches les plus développées.

Au 4^e jour, le premier rang d'ovocytes a terminé sa croissance et le deuxième est au stade (d). Un certain nombre d'ovocytes dont le développement est stationnaire par rapport au jour précédent est en voie de régression. Cette dégénérescence apparaît d'abord sur un des ovaires ; le nombre de granules lipidiques est moins grand.

A partir du 6^e jour la mortalité croît. Pourtant chez les mouches vigoureuses, le développement rapide du rang (f1) permet une ponte suivie d'une accélération du développement des rangs (f2) et (f3). En cas d'absence de ponte, le développement des ovarioles de rang (f1) et (f2) s'achève et le rang (f3) se maintient au stade (d).

Les mouches moins « vigoureuses » ont un début de dégénérescence des ovocytes du rang (f2), le premier étant complètement développé et le troisième dans un état stationnaire juvénile. Chez les mouches faibles le rang (f1) non formé décroît en taille. Dans ces deux dernières catégories les accouplements sont rares.

A la température de 15°, dans les mêmes conditions, on constate que le développement du rang (f1) demande 2 jours de plus, le rang (f3) ne s'est pas encore développé. Pour le rang (f2) le développement des deux ovaires est ralenti chez un tiers des mouches ; à 20° un ovaire sur deux était ralenti.

A la température intermédiaire de 17° l'ovogenèse montre une similitude plus grande avec celle de 15° que de 20°. Les seules différences notables sont, pour le rang f2, un développement plus important suivi corrélativement d'une dégénérescence moins marquée lorsque les mouches sont alimentées d'eau sucrée, en présence d'un substrat de ponte et de plante hôte.

En condition défavorable (alimentation en eau seulement) la longévité des mouches vigoureuses sera plus grande qu'à 15° et aboutit au développement complet des deux premiers rangs d'ovocytes. La même observation peut être faite lorsque la femelle n'est pas en présence de plante hôte.

3. — Influence de la photopériode sur l'ovogenèse

Deux conditions ont été comparées une de jour long (LD = 16 : 8) et l'autre en lumière continue (LD = 24 : 0). Pour chacune de ces photopériodes les mouches étaient soit en présence de lait sucré soit en présence d'eau. L'absence de substrat de ponte et de plante-hôte constitue des conditions drastiques favorables à l'extériorisation des potentialités de *P. rosae*.

3.1. En jour long et en présence de lait sucré, la photopériode est proche de celle rencontrée dans les conditions naturelles. On constate à la dissection (fig. 5) que les deux premiers rangs d'ovocyte se développent, le rang (f2) se différencie en deux lots (cf. IV, 1.1). En lumière continue le rang (f1) évolue normalement, par contre la vitesse de développement du rang (f2) est beaucoup plus lente, régulière. Il faudra attendre 15 jours, soit 7 jours de plus qu'en lumière alternée pour observer un allongement de la longueur de l'ovocyte.

Le rang (f3) reste stationnaire dans les deux cas.

3.2. En présence d'eau.

Le premier rang d'ovocytes se développe dans les deux conditions de photopériode. Le deuxième rang reste stationnaire en jour long (LD = 16 : 8), par contre en lumière continue son développement s'effectue comme si les mouches avaient eu une alimentation en lait sucré (p. 235) ; la longévité est cependant plus courte, la mortalité intervient dès le 10^e jour.

Selon les conditions, il serait donc possible de modifier le rythme de l'ovogénèse, de le ralentir ou de l'accélérer à partir de la photopériode. En absence de plante hôte et sans substrat les conditions de jour long sont favorables à l'expression des phénomènes d'atrésie ; en lumière continue nous constatons dès le 4^e jour de tels phénomènes sur le rang (f1) d'ovocytes : seule la partie chorionnée subsiste, l'œuf est complètement flasque.

On constate par ailleurs, une coloration anormale du tube digestif qui, au lieu d'être de couleur blanchâtre, devient gris translucide. Les tubes de Malpighi, jaunes à leur base et plus ou moins blancs à leur extrémité en conditions normales, deviennent jaunes et blanc clair.

Comme dans le cas d'une alternance jour/nuit, les accouplements ont lieu très rapidement en lumière continue. La poche qui reçoit les spermatozoïdes et les sécrétions des glandes annexes du mâle, de coloration normalement blanche, devient grisâtre.

La réduction des ovarioles, en cas de dégénérescence, conduit dans le cas limite à un amas guère plus gros que deux têtes d'épingles qui se colore fortement au rouge neutre. Avec une alimentation pauvre, il est possible en outre de constater sur les glandes annexes de la femelle un certain nombre de modifications qui s'apparentent à ce qui était observé sur la poche recevant les spermatozoïdes : vers le 10^e jour, elles prennent une allure racornie. En condition normale, nous n'avons pas fait d'observations sur la modification de taille au cours de l'ovogénèse comme Rosay (1968) chez *Culex pipiens*, Rossignol et al. (1977) chez *Aedes aegypti* ou Stoffolano (1974) sur *Phormia regina*.

FIG. 4. — Influence de la température sur la taille des ovocytes de *P. rosae*.

15° : ● — — ● f1, f2 et f3
20° : ○ — — ○ f1, f2, + — + f3
20° : ⊖ — — ⊖ atrésie en f1.

FIG. 5. — Influence de la photopériode sur la taille des ovocytes de *P. rosae*.

LD 24 : 0 0 — — 0
LD 16 : 8 ● — — ●.

FIG. 6. — Influence de l'alimentation sur la taille des ovocytes de *P. rosae* en présence de substrat et de la plante hôte.

a : ... eau ; b — —. eau sucrée ; c : — — — lait sucré.

FIG. 7. — Influence de l'alimentation sur la taille des ovocytes de *P. rosae* en présence d'un substrat de ponte seul.

a : ... eau ; b — —. eau sucrée ; c : — — — lait sucré.

Figure 4

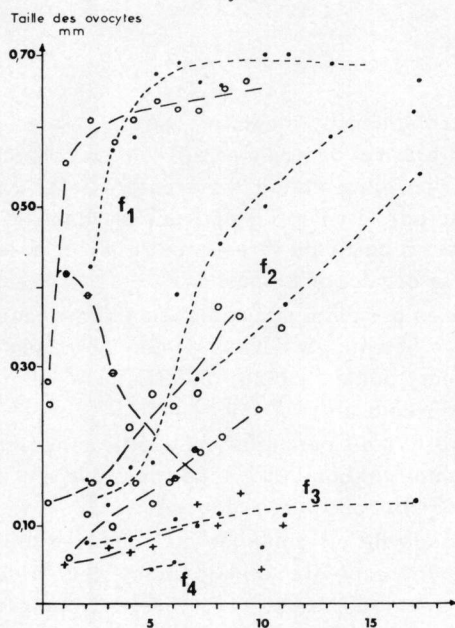


Figure 5

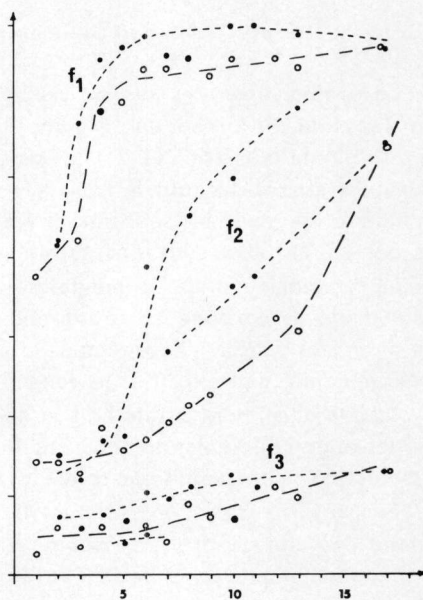


Figure 6

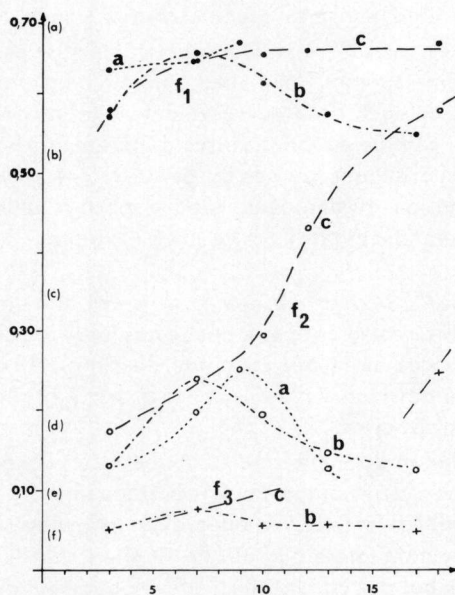
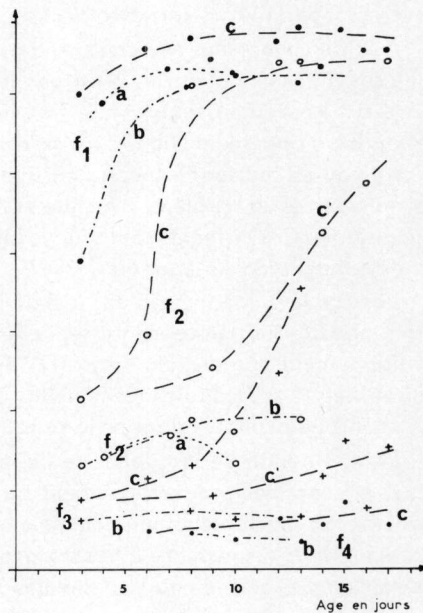


Figure 7



V. — Discussion

1. — Rôle de l'alimentation

La comparaison des lots, où seules les conditions alimentaires varient, est faite pour les mouches qui ont en permanence un substrat de ponte et qui sont en contact avec la plante hôte (fig. 6). En présence d'une alimentation riche en protéines, la croissance est rapide pour le rang (f1) suivie par le rang (f2) puis par le rang (f3). Lorsque la longévité est suffisante il y a ponte à partir du 7^e jour, entre le 18^e et le 21^e jour puis 10 jours plus tard, le rang (f4) se développe en partie.

Le remplacement de l'alimentation riche en protéines par une alimentation d'eau et d'hydrate de carbone est insuffisante pour obtenir un développement homogène des ovarioles ; dès l'achèvement de la première ponte il y a un ralentissement net du développement du rang (f2), le rang (f3) n'évolue plus.

La présence de la plante hôte et du substrat n'est pas suffisante pour compenser l'influence de l'alimentation et les résultats montrent bien le rôle indispensable d'une alimentation riche quelles que soient les conditions rencontrées par la suite.

En présence d'eau, exclusivement, la longévité est diminuée au point que tout dépend de l'état général de l'adulte et en particulier des conditions antérieures de développement qui se manifestent par la taille des individus et leur richesse en matière de réserve à l'émergence. Dans ces conditions il est possible de constater une diminution de la taille des ovocytes de rang (f2) (+ d) mais il est difficile d'affirmer l'existence d'une résorption vraie car la coloration au rouge neutre est à peine visible.

A la différence des Muscides Anthomyidés, chez *P. rosae* la vitesse de développement des différents ovocytes n'est pas la même suivant l'alimentation, cela n'est pas visible sur le premier mais sur le deuxième, en effet, on observe un décalage important du développement (fig. 3C). Par contre, comme pour les autres diptères, la présence d'eau est indispensable, les glucides confèrent une grande longévité, la présence des glucides et de protéines facilite la formation du deuxième rang et permet celle du troisième. Ces aliments sont utilisés immédiatement par l'adulte pour l'évolution de son développement (Missonnier, 1967).

Lors de la comparaison des lots où la plante hôte est absente et avec une alimentation, une des manifestations essentielles est le retard chez une partie des femelles du développement complet du rang (f2) d'ovocytes alors que la ponte du rang (f1) a déjà eu lieu (fig. 7). Seules les femelles ayant des réserves suffisantes (cf. paragraphe précédent) peuvent développer le rang (f3) d'ovocytes.

La diminution de la qualité de l'alimentation accentue immédiatement ce phénomène, elle arrête le développement du rang (f2) et empêche le développement du troisième. La mortalité est importante alors que les femelles ont encore des hydrates de carbone à leur disposition. Elle sera pratiquement totale au bout de 10 jours chez les femelles en présence d'eau seulement et un début de régression du développement de ovocytes de rang (f2) s'observera dès le 7^e jour. Une régulation semblable est observée chez d'autres insectes (Wigglesworth, 1965 ; Johansson, 1958) où l'atrésie se produit après un délai qui correspond à l'épuisement de certaines réserves.

Dans le cas de *P. rosae* les phénomènes sont assez rapides et il est difficile, simplement à partir des dissections faites quotidiennement, de savoir si l'atrésie qui peut se manifester sur le rang (f2) a pu servir à l'achèvement de l'évolution du premier. Nous n'avons pas essayé de savoir si après une alimentation riche, un jeûne de 12 h ou 24 h pouvait provoquer des phénomènes semblables.

2. — Influence du substrat de ponte et de la plante hôte

Lorsque les femelles sont en présence d'un substrat de ponte, en absence de plante hôte, mais avec une alimentation en eau ou une alimentation en hydrate de carbone, la longévité est fortement diminuée (tabl. 1). Il en résulte une impossibilité de distinguer le rôle du facteur substrat. Par contre en présence d'une alimentation riche en protéines (lait), le développement du deuxième rang d'ovocytes peut varier suivant les mouches : chez une fraction les ovocytes atteignent rapidement le stade (a) tandis que l'autre fraction a besoin de plusieurs jours supplémentaires. Au 10^e jour il y a toujours blocage de la ponte sauf exception. La différence observée sur le développement du rang (f2) se remarque également sur le rang (f3).

La présence d'un substrat intervient donc sur l'évolution de l'ovogénèse de *P. rosae*.

La présence de la plante hôte (Ombellifère) accentue cette différence d'évolution entre les mouches. La présence simultanée de ces deux facteurs permet la ponte. On a montré par ailleurs (Brunel, 1976) que la plante hôte par sa présence et la durée de celle-ci avait un rôle sur l'activité de l'insecte et par voie de conséquence sur l'évolution interne de la femelle.

3. — Influence de l'état antérieur et de l'accouplement

Dans la majorité des cas les adultes de *P. rosae* utilisés proviennent de populations récoltées à l'extérieur. Les larves ont eu une alimentation plus ou moins abondante qui peut être considérée comme homogène puisque nous n'avons observé que peu de différences notables de taille ou de vigueur entre mâles et femelles.

Les observations sur l'organisation interne des organes génitaux mâles et femelles ainsi que les dissections menées au cours de ce travail ont montré que l'accouplement a un rôle non négligeable. Ainsi à la suite de l'accouplement la bourse copulatrice de la femelle s'accroît en taille sur une longueur variable de la longueur des canaux conduisant des ovarioles à l'oviducte. Plusieurs fois nous avons noté un accroissement de taille tel que la bourse copulatrice s'allongeait jusqu'au jabot prenant ainsi la longueur des ovarioles. Il en résulte un blocage physique de la ponte et l'incapacité pour la femelle de pondre, en particulier lorsque les conditions satisfaisantes propres à l'expression du comportement de ponte ne sont pas réunies. Dans ce cas la femelle meurt sans avoir pondu.

L'accouplement est nécessaire au déclenchement de la ponte. Il semble intervenir dès le début de la vie imaginale. Les femelles refusent toute nouvelle approche de la part des mâles tant qu'une première ponte n'a pas été effective. Un nouvel accouplement peut alors être constaté.

Conclusion

L'étude des facteurs agissant sur l'ovogenèse de *P. rosae* a permis de définir une partie des potentialités naturelles de cette mouche phytophage.

La description macroscopique des organes génitaux internes précise les particularités anatomiques de cet insecte. Chez le mâle l'importance des glandes accessoires, nombre et volume, sous-tend un rôle encore indéfini dans la biologie générale de la mouche de la carotte. Les études sur le comportement ne sont pas encore assez avancées pour qu'en dehors d'une étude histologique, telle celle réalisée par Theunissen (1976) sur *Hylemyia antiqua*, il soit possible d'émettre un certain nombre d'hypothèses. Les femelles quittent la parcelle à l'émergence pour ne revenir que lorsque la ponte est possible. L'importance de l'alternance de la présence et/ou l'absence de la plante hôte sur l'ovogenèse n'est pas définie. Cependant il est nécessaire de souligner le fait que le réceptacle séminal non chitinisé est entièrement distendu après accouplement et dans certains cas entraîne une impossibilité pour les femelles de pondre par simple action mécanique.

Les cycles de l'ovogenèse ont été définis à différentes températures ; ils confirment l'importance des températures moyennes 17-18° sur l'évolution optimale et l'état général de l'insecte. Il est vraisemblable que les conditions constantes classiquement utilisées en laboratoire, auxquelles ont été soumis les insectes, ne sont pas les meilleures mais on sait les difficultés expérimentales que peuvent représenter, en particulier au niveau des moyens d'analyse, l'étude des thermopériodes.

L'étude de l'influence des facteurs physiques et comportementaux sur l'ovogenèse montre par ailleurs la nécessité non seulement de rechercher les facteurs éthologiques les plus favorables mais encore la répercussion de facteurs défavorables. Ainsi par soustraction des différents effets, il est possible de distinguer :

- l'accélération de l'ovogenèse par une augmentation de la température jusqu'à 20° puis une réduction de la température pour ne pas diminuer la longévité de l'animal ;

- la nécessité d'une alimentation riche ;

- la présence de facteur du milieu propre à l'expression normale du comportement de ponte de *P. rosae* (équivalent de la zone de refuge pour les adultes dans la nature et substrat de ponte adéquat). A ce propos on peut rappeler le travail de Finch (1974) qui montre l'intérêt de tels dispositifs pour la mouche du chou ; l'alternance d'une attirance par des structures verticales et horizontales a été démontrée pour *P. rosae* (Brunel, 1976) mais également pour d'autres diptères (Leroi, 1976).

La non-réalisation de ces conditions indépendantes des facteurs antérieures (vie larvaire et nymphale) entraîne des modifications importantes qui sont :

- un ralentissement du développement du rang (f2) lorsque l'insecte est en présence de plante hôte et de substrat, éventuellement un blocage de la ponte, rétention possible plusieurs jours à la différence de la *Drosophile* (Allemand, 1976) ;

- un arrêt du développement suivi d'atrésie lorsque l'alimentation est insuffisante (lipide seulement) ;

- une longévité réduite en absence d'alimentation glucidique et lipidique.

Lorsque les insectes ont eu une vie larvaire favorable et que le stade nymphal n'a

pas subi d'arrêt de développement (Brunel, 1968) les réserves adipeuses sont en grande quantité et ce facteur semble être déterminant sur les potentialités maximales de *P. rosae*.

A l'examen de ces résultats il est vraisemblable que dans la nature, la mouche de la carotte a la possibilité de pondre la totalité de ses œufs formés et qu'elle peut trouver une alimentation suffisamment riche ; en effet nous n'avons trouvé aucune mouche capturée à l'extérieur qui, après dissection, ait présenté des phénomènes de résorption dans les captures réalisées dans les cultures. Le seul cas fréquemment observé est le blocage des œufs de rang (f1) et (f2) ayant terminé leur développement dans l'abdomen des femelles. Il correspondrait à des conditions extérieures non satisfaisantes pour la femelle (absence de plante hôte, conditions météorologiques défavorables aux déplacements). La présence de matières adipeuses a toujours été constaté et le stockage des œufs ne donne pas suite apparemment à des phénomènes de résorption ovocytaire. Nous l'avons observé seulement dans des conditions très contraignantes (15°-lumière continue et alimentation en eau seulement). L'expérimentation dans ce domaine devient aléatoire compte tenu de la longévité de l'adulte.

L'absence d'accouplement a pu être observée mais son rôle sur l'ovogénèse n'est pas défini, des observations fragmentaires nous font penser cependant qu'il est nécessaire pour une bonne expression de l'ovogénèse chez les femelles. Le rôle des substances émises par les glandes annexes ne serait pas à exclure.

Reçu pour publication en mars 1979.

Summary

Oogenesis of Psila rosae Fab. (Diptera, Psilidae) : temperature, feeding and host plant influence

Oogenesis of *Psila rosae* has not been studied previously. The internal reproductive system of male and female are described. Oogenesis is studied to three temperatures (15, 17 and 20 °C), two conditions of photoperiod (16 hours of light and permanent light), three conditions of feeding (water, sugar and water, and milk sugared) and three conditions of laying (without breeding place, with breeding place, with breeding place and host plant). Oogenesis cycle is described, the first laying is possible from the second day, the second from sixth day and third from twelfth. Resorption phenomenon oocytary were observed from feeding is not sufficient or when oviposition behaviour cannot take place normally. Permanent presence of host plant reduces the development of oogenesis and increases the adult longevity. Feeding with a high protein content is necessary, if without increase mortality particularly when research activity of host plant is high.

It is showed that without feeding with a high protein content, the previous reserves of young female are not sufficient to permit to adult express their potentiality. A long photoperiod induces oogenesis acceleration with a decrease of longevity.

Références bibliographiques

- ADAMS T. S., MULLA M. S., 1967. The reproductive biology of *Hippelates collusor* (Diptera Chloropidae). I. Morphology of the reproductive systems, with notes on physiological aging. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **60**, 1170-1182.
- ALLEMAND R., 1976. Les rythmes de vitellogénèse et d'ovulation en photopériode LD 12 : 12 de *Drosophila melanogaster*. *J. insect Physiol.*, **22**, 1031-1035.
- BOHLEN E., 1967. Untersuchungen zum Verhalten des Möhrenfliege *Psila rosae* Fab. (Diptera Psilidae) im Eieblage funktionskreis. *Z. Angew. Entomol.*, **59**, 325-360.
- BORDON J., 1971. Aspects de la physiologie de la reproduction et du développement chez *Oscinella pusilla* Meig (Diptera Chloropidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **3**, 225-245.
- BRUNEL E., 1968. Etude du développement nymphal de *Psila rosae* Fab. (Diptères Psilidés) en conditions naturelles et expérimentales : quiescence et diapause. *C. R. Soc. Biol.*, **162**, 2223-2228.

- BRUNEL E., 1976. Etude de l'attraction périodique de femelles de *Psila rosae* Fabr. par la plante hôte et influence de la végétation environnante. in Coll. intern. C.N.R.S., n° 265 « Comportement des insectes et milieu trophique », 373-389.
- FINCH S., 1974. Feeding and associated behaviour of the adult cabbage root fly *Erioischia brassicae* (Bch) (Dipt. Anthomyiidae) under laboratory conditions. *Bull. entomol. Res.*, **63**, 661-671.
- GWADZ R. W., 1972. Neuro-hormonal regulation of sexual receptivity in female *Aedes aegypti*. *J. insect Physiol.*, **18**, 259-266.
- HUIGNARD J., 1974. Influence de la copulation sur la fonction reproductrice femelle chez *Acanthoscelides obtectus*. *Ann. Sc. nat.*, **16**, 361-434, **17**, 1-66.
- JOHANSSON A. S., 1958. Relation of nutrition to endocrine reproductive functions in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* Del. *Nytt. Mag. Zool. Oslo.*, **7**, 1-132.
- KING R. C., RUBINSON A. C., SMITH R. F., 1956. Oogenesis in adult *Drosophila melanogaster*. *Growth*, **21**, 121-157.
- KÖRTING A., 1940. Zur Biologie und Bekämpfung der Möhrenfliege (*Psila rosae* Fab.) in Mitteldeutschland. *Arb. physiol. angew. Entomol.*, **7**, 209-232 et 269-285.
- LABEYRIE V., 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes : I. Influence stimulatrice de l'hôte *Acrolepia assectella* L. sur la multiplication d'un hyménoptère *Ichneumonidae* (*Diadromus* sp.). *Entomophaga*, Mém. hors série n° 1, 192 p.
- LEAHY M. G., CRAIG G. B., 1965. Accessory gland substance as a stimulant for oviposition in *Aedes aegypti* and *A. albopictus*. *Mosquito news*, **25**, 448-452.
- LEOPOLD R. A., THORSON B. T., DEGRUGILLIER M. E., 1971. The biosynthesis of the male housefly accessory secretion and its fate in the mated female. *J. insect physiol.*, **17**, 987-1003.
- LEROI B., 1976. Importance des relations biocénétiques dans la dynamique des populations de la Mouche du Céleri *Philophylla heraclei* (Diptère Tephritidae) en Touraine. Thèse n° C.N.R.S. AO 12820, 267 p.
- MERLE J., 1969. Nature des stimulations apportées par le mâle sur la physiologie des *Drosophiles* femelles. *Abst. Ist. European Drosophil Res. Conf.* The Hague Nederland.
- MERLE J., 1970. Rôle des sécrétions génitales mâles dans la physiologie de la *Drosophile* femelle. *Coll. int. C.N.R.S., Tours*, **189**, 311-320.
- MISSONNIER J., 1967. Influence de la nutrition sur la multiplication des Anthomyiides. *Meded. Rijks. Landbou. (Gent)*, **32**, 338-356.
- MISSONNIER J., STENGEL M., 1966. Etude des facteurs de fécondité des adultes de *Chortophila brassicae* B., *Hylemyia antiqua* Meig. et *Pegomyia betae* Curt. *Ann. Epiphyties*, **17**, 5-41.
- MISSONNIER J., ROBERT P. Ch., 1971. Remarques sur certains mécanismes de régulation de la fécondité chez les insectes : résorption folliculaire et résorption ovocytaire. *Sciences Agron. Rennes*, 18 p.
- MOREAU J. P., 1967. Analyse expérimentale de quelques causes de résistance des céréales aux insectes — l'exemple des Oscinies (*Oscinella frit* L. et *O. pusilla* Mg.). *Meded. Rijks, Landbou. Gent.*, **32**, 318-327.
- NATON E., 1968. Über den Einfluss verscheidenen Licht farben und zweier Population dichten auf die Lebensdanc und die Eiproduction der Echten Möhrenfliege, *Psila rosae* Fab. *Anz. Schädlingskde*, **41**, 113-116.
- RIEMANN J. G., THORSON B. T., 1969. Effect of male accessory material on oviposition and mating by female house flies. *Ann. entom. Soc. Amer.*, **62**, 828-834.
- ROSAY B., 1968. Accessory gland of female *Culex pipiens quinquefasciatus* Say et *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera Culicidae) : appearance and behaviour in relation to oogenesis. *J. Med. Entomol.*, **5**, 478-482.
- ROSSIGNOL P. A., Mc IVER S. B., GOLDENBERG M., 1977. Accessory reproductive gland of female *Aedes aegypti* : structure and relationship to oogenesis. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **70**, 279-281.
- SCHWARTZ P. H. Jr., 1965. Some observations on the reproduction of the eye gnat *Hippelates pusio*. *J. med. Eniomol.*, **2**, 141-144.
- STADLER E., 1971. An improved mass rearing method of the Carrot Rust fly *Psila rosae* Fab. (Diptera Psilidae) *Can. entomol.*, **103**, 1033-1038.
- STOFFOLANO J. G., 1974. Influence of diapause and diet on the development of the gonads and accessory reproductive gland of the black blowfly *Phormia regina* (Meig.). *Can. J. Zool.*, **52**, 981-988.
- THEUNISSEN J., 1974. Effects of temperature on egg-chamber development in the onion fly *Hylemyia antiqua* (Dipt. Anthomyiide). *Entomol. exp. appl.*, **17**, 355-366.
- THEUNISSEN J., 1976. Aspects of gametogenesis and radiation pathology in the onion fly *Hylemyia antiqua* (Meig.). I. Gametogenesis. *Meded. Landbou. Wageningen*, **76**, 3, 1-163.
- WHITCOMB W. D., 1929. Observations on the Carrot Rust Fly (*Psila rosae* Fab.) in Massachussets. *J. econ. entomol.*, **22**, 672-678.
- WIGGLESWORTH V. B., 1965. The principles of insect physiology. Methuen and Co Londres, 1 vol., 741 p.

Formulation des productions de masse de l'hyphomycète entomopathogène *Beauveria* en vue des applications phytosanitaires

J. FARGUES, P.-H. ROBERT et O. REISINGER *

avec la collaboration technique de H. VERMEIL de CONCHARD, J.-P. CUGIER et C. AUBART

Station de Lutte biologique, I.N.R.A., La Minière 78280 Guyancourt

* Laboratoire de Microbiologie, Université de Nancy I, Centre de 2^e Cycle,
Case officielle n° 140, 54037 Nancy Cedex

Résumé

La formulation des préparations à base de *Beauveria* est considérée sous l'angle de la stabilisation des propagules infectieuses par déshydratation et par enrobage avec l'argile. Suivant le type de production deux méthodes de séchage apparaissent compatibles avec les contraintes d'une production de masse. Le séchage particulière à 150 °C des conidiospores de *B. brongniartii* enrobées dans de la bentonite activée sodique donne un rendement de 50 à 70 p. 100 en spores viables. Par contre, les blastospores de *B. bassiana*, trop sensibles à l'atomisation, ont été lyophilisées sur plateaux en vrac avec de la poudre de lait additionnée de glycérine avec un rendement de 89 p. 100.

La conservation des deux formulations a été suivie à diverses températures en éprouvant leur potentiel d'inoculum et leur potentiel infectieux. La conservation à 5 °C ou à des températures inférieures n'affecte pas le potentiel d'inoculum des conidiospores atomisées (18 mois) ni celui des blastospores lyophilisées en plateaux (8 mois d'observation). Les essais biologiques sur insectes confirment la nécessité de stocker ces biopréparations cryptogamiques à + 5 °C.

Introduction

La mise au point technologique de biopréparations fongiques est un élément essentiel du développement de l'utilisation des Hyphomycètes pathogènes d'insectes (Ferron, 1978) en défense des cultures. A la suite des travaux sur le rôle de l'argile dans la protection des spores contre l'activité antagoniste des microorganismes du sol (Reisinger *et al.*, 1977), nous avons été amenés à étudier la formulation et le conditionnement des propagules fongiques. Depuis une trentaine d'années la production industrielle des *Fungi Imperfecti* entomopathogènes s'oriente vers trois types de multiplication des propagules :

a) des cultures de surface conduisant à la formation de conidiospores (cf. Müller-Kögler, 1965 ; Aquino *et al.*, 1975, 1977) ;

b) des cultures en profondeur aboutissant à la formation soit de blastospores (Adamek, 1965 ; Samsinakova, 1966 ; Catroux *et al.*, 1970) soit de conidiospores

(Goral, 1971 ; Kondratiev *et al.*, 1971) soit de mycélium qui est ensuite fragmenté (McCoy *et al.*, 1975) ;

c) une méthode combinée comprenant une fermentation suivie d'une culture de surface (Zakharchenko, 1967 ; Goral et Lappa, 1973). Les divers types de propagules obtenus présentent intrinsèquement des possibilités de survie très différentes, les conidiospores de culture de surface étant beaucoup plus résistantes que les propagules produites en milieu liquide (Ferron, 1978). Par ailleurs, la survie des spores de champignons entomopathogènes est étroitement liée aux conditions de température et d'humidité (Roberts et Campbell, 1977). Or, dans la plupart des cas il est nécessaire de passer par une suspension aqueuse que ce soit au moment de la multiplication du germe dans les fermentations en milieu liquide ou lors de la récolte des conidiospores obtenues sur substratum solide.

Le problème majeur de la formulation de ces préparations est donc la stabilisation des propagules fongiques infectieuses grâce à des méthodes de déshydratation et de conditionnement compatibles avec les contraintes d'une production industrielle de masse. Ces différents aspects ont été étudiés à partir d'une production de conidiospores de *Beauveria brongniartii* (Sacc.) Petch (= *B. tenella* (Delacr.) Siem.) et d'une production de blatospores de *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.

Matériel et techniques

Les aspects technologiques relatifs à la production et à la formulation sont décrits dans les paragraphes correspondants de l'exposé des résultats.

La qualité des productions a été éprouvée par titrage de la viabilité des spores sur milieu gélosé en boîtes de Pétri et par contrôle de leur virulence sur insectes. Dans tous les cas le protocole a été du type « blocs » à raison de quatre blocs par variante expérimentale (Fargues, 1976).

L'enrobage des spores dans l'argile a provoqué des difficultés d'observation directe au microscope optique, c'est pourquoi les techniques de germination en milieu liquide agité ou de culture sur lame-porte objet n'ont pas été utilisées. Le contrôle du potentiel d'inoculum a donc été effectué par suspensions dilutions (1 g de biomasse fongique dans 10 ml d'eau stérile donnant la suspension 10^{-1}), mises en culture sur milieu malt-gélose en boîtes de Pétri et numérations des colonies après 5 jours à 24 °C (Pochon et Tardieu, 1962).

Le potentiel infectieux des préparations a été éprouvé par des essais biologiques sur larves du quatrième stade de *Leptinotarsa decemlineata* Say et sur chenilles du troisième stade de *Plutella maculipennis* Curt. L'inoculum a été constitué à partir d'une suspension-dilution à 10^{-2} , soit 0,400 g d'échantillon fongique dans 40 ml d'eau, correspondant à environ 10^9 spores/ml. Les contaminations ont été effectuées sous tour de traitement par pulvérisation de l'inoculum sur le substrat alimentaire : feuilles de pomme de terre pour le doryphore (Fargues, 1973) et rondelles de feuilles de chou pour la teigne des crucifères (Robert et Marchal, non publié). Dans les 2 cas, les larves ont été placées pendant 48 h sur le feuillage contaminé puis sur le feuillage non traité. Suivant le protocole à quatre blocs complets, chaque variante expérimentale comportait quatre lots de vingt larves. Les contrôles de mortalité des insectes ont été assurés

tous les 2 jours pendant 10 jours pour *P. maculipennis* et jusqu'à la formation des adultes chez le doryphore.

Les données ont été analysées après transformation, afin de normaliser leur distribution (pourcentages de mortalité en $\arcsin \sqrt{p}$, comptages de colonies en $\sqrt{x}$ ou $\log x$) avec l'analyse de variances à deux voies puis avec le test de comparaison des moyennes (Duncan, 1955 ; Snedecor et Cochran, 1971).

Résultats et discussion

A. — Production des propagules de *Beauveria*

1. — Conidiospores.

La production des conidiospores de *B. brongniartii* (pathotype n° 47 de la mycothèque INRA La Minière) a été effectuée sur milieu semi-synthétique gélosé (Paris, 1972) en boîtes de Roux. La production de quarante neuf fioles, soit environ 1 m², a permis de récolter après trois semaines de culture 9.10¹² conidiospores recueillies par mise en suspension dans 10 l d'eau. Le rendement obtenu a été satisfaisant puisque la productivité des cultures de surface de *Beauveria*, quel que soit le dispositif de multiplication (boîtes de Roux, méthode combinée en plateaux), atteint environ 5.10¹² spores par m² (Ferron et Glandard, communication personnelle).

2. — Blastospores.

La fermentation de *B. bassiana* (pathotype n° 18 de la mycothèque INRA La Minière) a été conduite en milieu liquide défini par Catroux et al. (1970) pour produire des blastospores de *B. brongniartii* n° 6 utilisées pour la lutte contre le ver blanc *Melolontha melolontha* L. (Ferron, 1974). La culture a été faite en fermenteur de 300 l (200 l utiles)ensemencé au départ au titre de 2.10⁸ blastospores/ml. Dans ces conditions la concentration en blastospores non germées a atteint le palier de 2.10⁹ spores/ml en 45 h. Ce rendement de 2.10¹² spores par litre de milieu (6,85.10¹⁰ blastospores par gramme de matière sèche de biomasse fongique) montre que le milieu Catroux est aussi performant pour la souche de *B. bassiana* n° 18 que pour *B. brongniartii* n° 6 (Catroux et al., 1970).

B. — Formulation des propagules de *Beauveria*

1. — Formulation des conidiospores obtenues en culture de surface.

Après quatre lavages (centrifugations et remises en suspension de la biomasse fongique dans de l'eau suivant un rapport de volume à volume de 1/4) 500 g de culot de conidiospores ont été récoltés. Ces propagules ont ensuite été enrobées dans une bentonite sodique (Clarsol KC2 de la Société C.E.C.A. ⁽¹⁾), le mélange dans les proportions 1/1 (poids sec) étant réalisé dans 5 l d'eau. Au cours de l'homogénéisation (2 mn

(¹) Carbonisation Et Charbons Actifs S. A. 11 av. Morane Saulnier, 78140 Velizy Villacoublay.

dans un mixer) les feuillets d'argile en suspension viennent se fixer sur la couche externe de la paroi des conidiospores au niveau des mucopolysaccharides (Reisinger *et al.*, 1977). La préparation a été déshydratée dans une tour de séchage particulière (Société A.P.V. ⁽¹⁾) sous un courant d'air réglé à 150 °C avec une température de la poudre à la sortie de l'appareil avoisinant 70 °C. Le titre de la poudre déshydratée a été de $4 \cdot 10^{10}$ conidiospores enrobées par gramme. La quantité de matériel recueilli a été limitée à 200 g, mais il faut remarquer que, plus les quantités de produit soumises à l'atomisation sont faibles et plus les pertes sont élevées. C'est aussi la raison pour laquelle nous n'avons pas pu sécher une suspension de conidiospores non adsorbées sur argile. Les contrôles du potentiel d'inoculum par suspensions-dilutions et comptages des colonies sur milieu nutritif gélosé ont donné 14 et 20 p. 100 avant séchage particulière et 10 p. 100 pour la préparation pulvérulente. Le rendement du séchage particulière des conidiospores adsorbées sur argile se situe donc entre 50 et 70 p. 100. Il faut noter que les données obtenues à partir des comptages de colonies donnent un potentiel d'inoculum plus faible que les techniques de germination sur lames car certaines spores germées n'aboutissent pas à la formation d'une colonie et d'autre part certaines colonies correspondent à un amas de deux ou trois spores non dissociées.

2. — Formulation des blastospores obtenues en culture profonde.

Séchage particulière.

Les blastospores obtenues en fermenteur sur milieu Catroux ont été atomisées après adsorption sur argile dans les mêmes conditions que les conidiospores. Le rendement en spores viables a été extrêmement faible : 1/10 000 par rapport aux blastospores non déshydratées.

Lyophilisation.

Les blastospores de *B. bassiana* souche n° 18 ont été lavées par centrifugations et remises en suspensions aqueuses successives (trois fois) à raison de 1 volume de culot de propagules pour 4 volumes d'eau. La pâte lavée et centrifugée (12,70 kg de biomasse de matière humide pour 200 l de milieu, avec un taux de matière sèche de 26 p. 100) a été mélangée en proportion 1/1 (poids sec) avec une solution aqueuse de poudre de lait écrémé exempt d'antibiotique ⁽²⁾ à 10 p. 100 supplémentée à 1 p. 100 de glycérine. La suspension passée en mélangeur à grande capacité pendant 2 mn, a été placée en bacs de congélation en aluminium de $18 \times 28 \times 4,5$ cm à raison de 700 g par bac. Les bacs ont ensuite été disposés dans un lyophilisateur industriel. La température n'a pas dépassé + 24 °C pendant toute la lyophilisation. La congélation proprement dite (abaissement de la température de + 20 °C à - 40 °C) en 3 h a été menée sous une pression de 10^{-1} Torr et la lyophilisation (stabilisation obtenue 16 h après le début de la mise en place des plateaux) a été effectuée à 10^{-2} Torr. Le rendement de la lyophilisation en vrac dans les bacs en conditions non stériles a été étudié en contrôlant le potentiel d'inoculum avant et après déshydratation, il se situe à 89 p. 100 (tabl. 1). Le rendement de la même opération avec des blastospores sans adjuvant (lait et glycérine) n'avait été que de 6 p. 100.

(1) Société A. P. V. Zone industrielle N° 2, 6 rue Jacquard, 27000 Evreux La Madeleine.

(2) Union Laitière de Normandie, 50890 Condé sur Vire.

TABLEAU 1

Comparaison du titre et du potentiel d'inoculum de la préparation obtenue en fermenteur avant et après lyophilisation

Nombre de blastospores/g	Avant lyophilisation				Après lyophilisation			
	1,2.10 ¹⁰ /g				7,7.10 ¹⁰ /g			
Titre de la suspension utilisée pour l'ensemencement	300 spores/ml				770 spores/ml			
Répétitions	A	B	C	D	A	B	C	D
Comptage en nombre de colonies par boîte de Pétri pour 1 ml de suspension	57	64	77	70	165	148	140	160
Potentiel d'inoculum	22,3 p. 100				19,9 p. 100			
Rendement					89 p. 100			

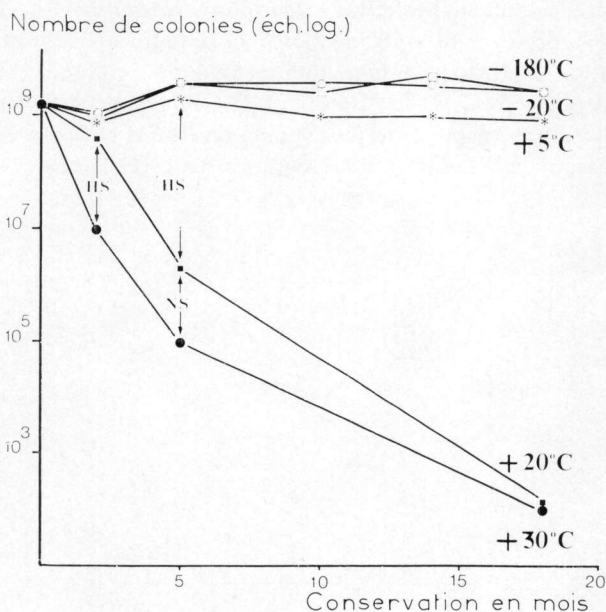


FIG. 1. — Evolution du potentiel d'inoculum d'une préparation de conidiospores atomisées et enrobées dans l'argile au cours de la conservation (2, 5, 10, 14 et 18 mois) à différentes températures (— 180 °C, — 20 °C, + 5 °C, + 20 °C et + 30 °C). Numération des colonies obtenues en boîtes de Pétri après mises en suspension et dilutions successives à partir d'un gramme d'échantillon (échelle logarithmique). Nombres de colonies soumis à l'analyse de variance, après transformation en log x, puis au test de comparaison des moyennes de Duncan. Différences significatives (5 p. 100) = S, hautement significative (1 p. 100) = HS ou non significative = NS.

C. — Conservation des propagules de *Beauveria* après formulation

Divers échantillons de propagules atomisées ou lyophilisées ont été mis en sacs plastique fermés mais non scellés (atmosphère naturelle) puis placés à l'obscurité à différentes températures : + 30 °C, + 20 °C, + 5 °C, — 20 °C et — 180 °C. La viabilité des échantillons en cours de conservation a été suivie en étudiant leur potentiel d'inoculum sur milieu nutritif gélosé et leur potentiel infectieux sur larves d'insectes.

1. Conservation des conidiospores atomisées.

Le potentiel d'inoculum des échantillons placés à — 180 °C, — 20 °C et + 5 °C est remarquablement stable pendant les premiers 18 mois d'observation (fig. 1). Par contre à + 20 °C et à + 30 °C la vitalité des conidiospores (fig. 1) diminue très rapidement. Au bout de 5 mois par rapport aux spores atomisées placées aux basses températures (— 180 °C, — 20 °C et + 5 °C), il n'y a plus que 1 spore viable sur 1 000 à + 20 °C et que 1 spore viable sur 10 000 à + 30 °C. Enfin, dans ces deux cas, le rapport tombe à un spore viable sur 10^7 après 18 mois.

Le potentiel infectieux des mêmes lots de conidiospores atomisées a été éprouvé après 3 mois et 5 mois aux différentes températures sur des larves du doryphore à 20 °C. Après 3 mois la virulence des conidiospores conservées à — 20 °C et à + 5 °C s'est très bien maintenue et celle des conidiospores placées à + 20 °C est encore élevée ; par contre, le potentiel infectieux des spores conservées à + 30 °C est nettement plus faible (45, 65, 25 et 40 p. 100 de mortalité 26 jours après traitement) tout en étant significatif (fig. 2). L'activité entomopathogène des échantillons conservés 5 mois à — 180 °C, — 20 °C, + 5 °C, + 20 °C et + 30 °C a été comparée à celle de deux inoculums de conidiospores récoltées le jour même de l'essai et titrés respectivement à 10^6 et 10^8 spores par ml. Les essais biologiques avec ces inoculums de référence

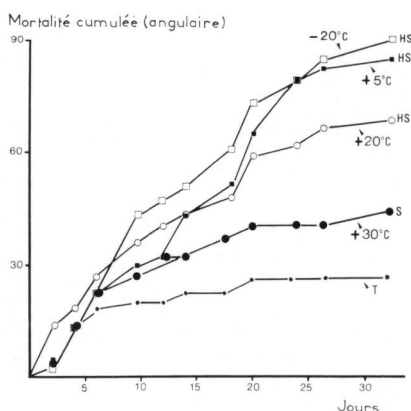


FIG. 2. — Essai biologique sur larves de *Leptinotarsa decemlineata* pour éprouver le potentiel infectieux des conidiospores atomisées enrobées dans l'argile après 3 mois de conservation à différentes températures (— 20 °C, + 5 °C, + 20 °C et + 30 °C). Courbes : mortalités moyennes (transformation en valeur angulaire = $\arcsin \sqrt{p/100}$) cumulées dans le temps provoquées par les échantillons cryptogamiques formulés ou apparus dans les lots témoins (T). Analyse de variance et test de comparaison des moyennes de Duncan. Différences significative (5 p. 100) = S, hautement significative (1 p. 100) = HS ou non significative = NS.

permettent ainsi de mieux juger les pertes d'activité des propagules âgées de 5 mois, sachant que les échantillons conservés sont éprouvés à la suspension à 10^{-2} soit avec un titre de $4 \cdot 10^8$ spores/ml (spores vivantes et spores tuées au cours de la formulation et de la conservation). Les courbes de mortalité cumulée en fonction du temps (fig. 3) montrent nettement un regroupement des résultats obtenus avec les propagules conservées à -180°C , -20°C et $+5^\circ\text{C}$ et avec l'inoculum « frais » titré à 10^8 spores/ml. Les différences de mortalité provoquées par ces variantes expérimentales ne sont pas significatives. L'activité de l'inoculum frais titré à 10^6 spores/ml est significative mais celle des propagules conservées à $+20^\circ\text{C}$ et à $+30^\circ\text{C}$ ne l'est plus (fig. 3).

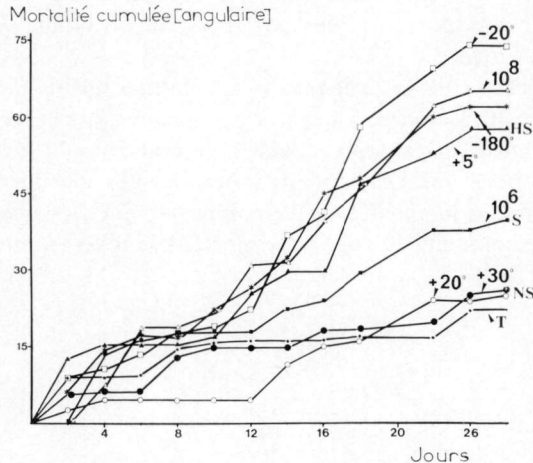


FIG. 3. — Essai biologique sur larves de *Leptinotarsa decemlineata* pour éprouver le potentiel infectieux des conidiospores atomisées enrobées dans l'argile après 5 mois de conservation à différentes températures en comparaison avec l'activité de conidiospores non formulées et non conservées. Courbes : mortalités moyennes (arc sin $\sqrt{p \cdot 100}$) cumulées dans le temps provoquées soit par les échantillons cryptogamiques formulés conservés à -180°C , -20°C , $+5^\circ\text{C}$, $+20^\circ\text{C}$ et $+30^\circ\text{C}$, soit par les inoculums de références titrés respectivement à $1 \cdot 10^6$ spores/ml et à $1 \cdot 10^8$ spores/ml ou apparues dans les lots témoins (T). Analyse de variance et test de comparaison des moyennes de Duncan. Différences significative (5 p. 100) = S, hautement significative (1 p. 100) = HS, non significative = NS.

Par conséquent, les essais biologiques sur insectes confirment les résultats sur le potentiel d'inoculum : la viabilité des conidiospores enrobées avec séchage particulier ne se maintient pas à $+20^\circ\text{C}$ et $+30^\circ\text{C}$ alors qu'elle reste satisfaisante à -180°C , -20°C et $+5^\circ\text{C}$.

2. Conservation des blastospores atomisées.

Le potentiel d'inoculum des blastospores enrobées par l'argile et déshydratées par atomisation est resté pratiquement stable après 11 mois de conservation à $+5^\circ\text{C}$. Toutefois, en raison du faible rendement en spores viables de ce type de séchage. 1 blastospore sur 10 000) seul le procédé de lyophilisation en plateaux a été retenu.

3. Conservation des blastospores lyophilisées en plateaux.

Avant conservation, les blastospores lyophilisées présentent un potentiel d'inoculum correspondant pour la dilution 10^{-8} à 21, 25, 30 et 14 colonies par boîte de Pétri ; dans les mêmes conditions expérimentales, après 5 mois à $+5^{\circ}\text{C}$ on dénombre 27, 20, 28 et 31 colonies. Parallèlement la dilution 10^{-7} correspond juste après lyophilisation à 165, 148, 140 et 160 colonies et après 8 mois à $+5^{\circ}\text{C}$ à 112, 135, 141 et 131 colonies. Donc 8 mois à $+5^{\circ}\text{C}$ n'affectent pas le potentiel d'inoculum des blastospores lyophilisées en plateau en conditions non stériles alors que Blachère *et al.* (1973) montrent que les blastospores de *B. brongniartii* en préparation humide perdent leur vitalité en 4 mois à 4°C . Ces auteurs signalent, en effet, que chez les blastospores non déshydratés le nombre de blastospores viables par gramme de biomasse fongique sèche tombe alors de 1.10^9 à zéro.

Le pouvoir infectieux de la préparation lyophilisée après conservation à 5°C pendant 2 jours, 1 mois, 3 mois et 5 mois, a été éprouvé sur des jeunes chenilles du troisième stade de *Plutella maculipennis*. Le titre de l'inoculum à la dilution 10^{-2} était d'environ 10^9 blastospores/ml. Les résultats sont présentés sous forme de courbes de mortalité cumulée dans le temps (fig. 4). Le comportement du germe après 1 mois de conservation n'est pas modifié (100 p. 100 de mortalité dans les quatre lots de chenilles dans les 6 jours.)

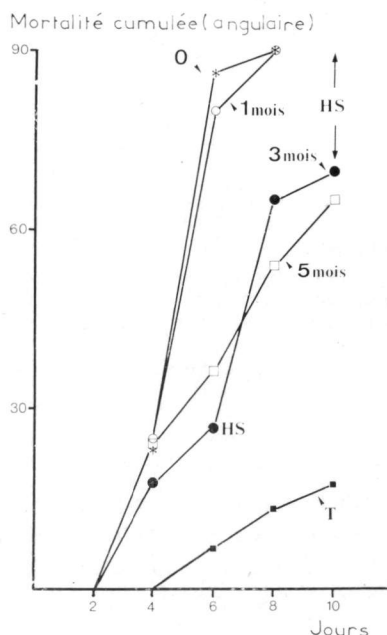


FIG. 4. — Essai biologique sur chenilles de *Plutella maculipennis* pour éprouver le potentiel infectieux des blastospores lyophilisées en plateaux après conservation à $+5^{\circ}\text{C}$ pendant 1 mois, 3 mois et 5 mois. Courbes : mortalités moyennes ($\text{arc sin } \sqrt{p.100}$) cumulées dans le temps provoquées par les échantillons cryptogamiques formulés conservés 2 jours (0), 1 mois, 3 mois et 5 mois ou apparues dans les lots témoins (T). Analyse de variance et test de comparaison des moyennes de Duncan. Différences significative (5 p. 100) = S, hautement significative (1 p. 100) = HS, non significative = NS.

Par contre, le pouvoir pathogène des échantillons conservés à 5 °C pendant 3 mois et 5 mois est moindre car on constate une augmentation de la durée d'incubation de la maladie de 2 jours et une diminution relativement faible mais significative de la mortalité (dans les 10 jours 85 p. 100, 90 p. 100, 100 p. 100, 60 p. 100 avec un échantillon maintenu 3 mois et 85 p. 100, 95 p. 100, 75 p. 100, 70 p. 100 avec un échantillon conservé 5 mois).

L'étude du potentiel infectieux de la préparation à base de blastospores lyophilisées confirme la bonne tenue du produit à 5 °C. Cependant, la baisse, même légère, de l'activité infectieuse du germe par rapport à la stabilité de son potentiel d'inoculum souligne que le maintien de la virulence des propagules fongiques est plus délicat que celui de leur pouvoir germinatif sur milieu nutritif. Cet aspect, déjà noté par Belova *et al.* (1974) à propos du séchage de la Beauverine, sera développé ultérieurement dans une étude sur la survie et la conservation des divers types de propagules chez les Hyphomycètes entomopathogènes.

Discussion et conclusion

La déshydratation des spores par ventilation nécessite l'utilisation de substances adsorbantes. Blachère *et al.* (1973) ont éprouvé la cellulose en poudre, la tourbe et la poudre de silice. Finalement ces auteurs ont retenu le séchage des blastospores par un courant d'air sec à 25 °C avec la poudre de silice (Clarcel Flo).

Nous avons utilisé l'argile qui stabilise les propagules fongiques (Fargues et Reisinger, 1978). Il a été démontré, en effet, que l'enrobage des blastospores par les feuillets de Montmorillonite diminue de façon très significative les phénomènes d'autolyse et d'hétérolyse (Reisinger *et al.*, 1977) augmentant ainsi la durée du maintien du potentiel d'inoculum et du potentiel infectieux des propagules soumises à la biodégradation dans le sol (Fargues *et al.*, non publié). Belova *et al.* (1974) semblent avoir utilisé avec succès le séchage particulaire pour déshydrater une production en culture liquide, ils notent cependant un effet dépressif sur la virulence alors que la viabilité des spores reste élevée.

Les adjuvants utilisés pour la lyophilisation en plateaux : poudre de lait écrémé exempté d'antibiotiques et glycérine protègent les blastospores au cours de la déshydratation et présentent en outre des propriétés de mouillabilité et d'adhésivité exploitées dans la formulation des préparations entomopathogènes à base de virus ou de bactéries (Angus et Luthy, 1971). Dans ce cas nous avons eu recours à l'enrobage dans l'argile en milieu aqueux au moment de l'emploi sur le terrain.

Les rendements permettent de retenir les deux procédés de formulation basés sur la déshydratation par séchage particulaire ou par lyophilisation en plateaux (tabl. 2). Il faut noter que le taux d'humidité résiduelle des productions formulées, qui se situe entre 1,6 et 3,8 p. 100 juste après séchage (lyophilisation ou atomisation) se stabilise en cours de conservation entre 5,4 et 7,3 p. 100.

En conclusion, la déshydratation par atomisation ou par lyophilisation en plateaux, l'enrobage par l'argile et la conservation à basse température (+ 5 °C) stabilisent l'activité des spores fongiques entomopathogènes et paraissent compatibles avec les productions de masse des Hyphomycètes. La voie du séchage particulaire est la plus fiable en production industrielle mais dans l'état actuel des travaux, elle n'intéresse que les conidiospores produites en cultures de surface (milieux artificiels ou substrats).

TABLEAU 2

Comparaison de deux procédés de formulation basés sur le séchage particulaire ou sur la lyophilisation

Production		
Multiplication	culture de surface	fermentation en milieu liquide
Propagules	conidiospores	blastospores
Rendement	$9.10^{12}/m^2$	$2.10^{12}/l$
Formulation		
Lavage	centrifugations et remises en suspension successives	
Enrobage en milieu aqueux	argile + biomasse fongique (1 : 1)	poudre de lait écrémé supplémentée de glycérine (1 p. 100) + biomasse fongique (1 : 1)
Déshydratation	séchage particulaire	lyophilisation en plateaux
● température maximale	150 °C	24 °C
● température minimale	70 °C	— 40 °C
● rendement en propagules viables	conidiospores 50 à 70 p. 100 (blastospores 1/10 000)	blastospores 89 p. 100
Conservation		
Température	5 °C en atmosphère naturelle	5 °C en atmosphère naturelle
Durée étudiée	18 mois	8 mois
Utilisation		
Produit	poudre mouillable sans autre adjuvant	adsorption sur argile (produit lyophilisé-argile, 1 : 1)
Traitement	pulvérisation, suspension aqueuse	pulvérisation, suspension aqueuse

tums bruts). Toutefois, des recherches sont engagées pour adapter cette technique de séchage à des propagules plus fragiles obtenues en fermentation en milieu liquide.

Reçu pour publication en mars 1979.

Remerciements

Les auteurs remercient MM. Escaut, Hours et Lecaër du Laboratoire d'Extraction et de Fermentation du CNRS et M. Bouillane de la Laiterie expérimentale de l'INRA (CNRZ) pour leurs suggestions et leur concours technique. Ils remercient également M. Champreux du CECA S. A. pour les fournitures en diverses qualités d'argiles et MM. Grenier et Berbey de la Société APV chez qui ont été effectués les essais de séchage particulaire.

Summary

Formulation aspects for large-scale productions of the entomopathogenic Hyphomycete Beauveria for field applications

Investigations were carried out on formulation of *Beauveria* spore preparations. Two methods of drying were employed. The spray drying at 150 °C of *B. brongniartii* conidiospores coated in bentonite (clay) gave a yield of 50 to 70 p. 100 viable spores. In contrast, blastospores were too sensitive to this technique and were instead lyophilized on trays mixed with powdered milk supplemented with glycerin, which gave a yield of 89 p. 100 viable spores. The longevity of the two formulations was monitored at various temperatures by testing spores viability and infection potential. Even after 18 months at 5 °C or lower the spore viability of atomised conidia was not affected and during an observation period of 8 months lyophilized blastospores were also still viable. Bioassays on *Leptinotarsa decemlineata* and *Plutella maculipennis* larvae confirmed the need to store these biopreparations at 5 °C.

Références bibliographiques

- ADAMEK L., 1965. Submersed cultivation of the fungus *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.). *Folia Microbiol.*, **10**, 255-257.
- ANGUST T. A., LUTHY P., 1971. Formulation of microbial insecticides. In : H. D. Burges et N. W. Hussey : *Microbial Control of Insects and Mites*. Acad. Press, New York, 623-638.
- AQUINO M. de L. N., CAVALCANTI V. A., SENA R. C., QUERIOZ G. F., 1975. Nova tecnologia de multiplicação do fungo *Metarrhizium anisopliae*. *Bol. Tec. CODECAP*, **4**, 1-31.
- AQUINO M. de L. N., VITAL A. F., CAVALCANTI V. L. B., NASCIMENTO M. G., 1977. Cultura de *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sorokin em sacos de polipropileno. (Nota previa.) *Bol. Tecnico Def. Fitossanit. Pernambuco*, **5**, 11 p.
- BELOVA R. N., SHNURKINA L. A., SHAMRAJ L. G., ZHUKOV V. N., KUZHLEVA L. M., 1974. Etude du processus de séchage de la Beauverine. In : « Méthode biologique dans la protection des plantes » (en russe). *Lenina Akad. Vses Nauk. Inst. Biol. Zash. Rast.*, 107 pp.
- BLACHÈRE H., CALVEZ J., FERRON P., CORRIEU G., PERINGER P., 1973. Etude de la formulation et de la conservation d'une préparation entomopathogène à base de blastospores de *Beauveria tenella* (Delacr. Siemaszko). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5**, 69-79.
- CATROUX G., CALVEZ J., FERRON P., BLACHÈRE H., 1970. Mise au point d'une préparation entomopathogène à base de blastospores de *Beauveria tenella* (Delacr.) Siemaszko pour la lutte microbiologique contre le ver blanc (*Melolontha melolontha* L.). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 281-194.
- DUNCAN D., 1955. Multiple range and multiple F tests. *Biometrics*, **11**, 1-42.
- FARGUES J., 1973. Sensibilité des larves de *Leptinotarsa decemlineata* Say (Col. Chrysomelidae) à *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (*Fungi Imperfecti*, Moniliales) en présence de doses réduites d'insecticide. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **5**, 231-246.
- FARGUES J., 1976. Spécificité des champignons pathogènes imparfaits (Hyphomycètes) pour les larves de Coléoptères (*Scarabaeidae* et *Chrysomelidae*). *Entomophaga*, **21**, 313-323.
- FARGUES J., REISINGER O., 1978. Protection et conservation des microorganismes. *Marché de l'Innovation*, **31**, 1 p.
- FERRON P., 1974. Essai de lutte microbiologique contre *Melolontha melolontha* par contamination du sol à l'aide de blastospores de *Beauveria tenella*. *Entomophaga*, **19**, 103-114.
- FERRON P., 1978. Biological control of insect pests by entomogenous fungi. *Ann. Rev. Entomol.*, **23**, 409-442.
- GORAL V. M., 1971. Méthode d'obtention des conidies du champignon *B. bassiana*. Brevet d'invention n° 301142 (URSS).
- GORAL V. M., LAPPA N. V., 1973. Culture de la muscardine verte en profondeur et en surface (en russe). *Zash. Rast.*, **1**, 19.
- KONDRIATIEV N. N., ALIOSHINA O. A., ILITCHEVA S. N., PERIKHANOVA A. G., SINITSINA L. P., OUSPENSKAIA A. A., CHAGOV E. M., 1971. Méthodes d'obtention du matériel entomopathogène du champignon *Beauveria bassiana*. Brevet d'Invention URSS n° 313531.
- McCOY C. W., HILL A. J., KANAVEL R. F., 1975. Large-scale production of the fungal pathogen *Hirsutella thompsonii* in submersed culture and its formulation for application in the field. *Entomophaga*, **20**, 229-240.
- MÜLLER-KÖGLER E., 1965. Pilzkrankheiten bei Insekten. Paul Parey, Berlin, 444 p.
- PARIS S., 1972. Etude physiologique et biochimique de *Beauveria tenella* (Delacr.) Siem., champignon pathogène pour la larve du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. Thèse de 3^e cycle, Université Paris Sud, 46 p.
- POCHON J., TARDIEUX P., 1962. Techniques d'analyse en microbiologie du sol. Ed. de la Tourelle, Paris, 108 p.
- REISINGER O., FARGUES J., ROBERT P., ARNOULD M. F., 1977. Effet de l'argile sur la conservation des microorganismes. I. Etude ultrastructurale de la biodégradation dans le sol de l'Hyphomycète entomopathogène *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, **128**, 271-287.
- ROBERTS D. W., CAMPBELL A. S., 1977. Stability of entomopathogenic fungi. *Miscellaneous Publ.*, **10**, 1-80.
- SAMSINAKOVA A., 1966. Growth and sporulation of submersed cultures of the fungus *Beauveria bassiana* in various media. *J. Invertebr. Pathol.*, **8**, 395-400.
- SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1971. Méthodes statistiques. A.C.T.A., Paris, 649 p.
- ZAKHARCHENKO N. L., 1967. Procédé technologique du développement de *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuillemin dans les conditions semi-industrielles par des méthodes combinées (en russe). *Zash. Rast.*, **4**, 134-138.

Méthode d'étude de l'efficacité des produits destinés à combattre *Trialeurodes vaporariorum* West., en serre expérimentale

W. della GIUSTINA * et J. B. DENIS **

avec la collaboration de Selma DOYRAN, A. GERVAIS et J. Y. LE RUMEUR, stagiaires

* Laboratoire de Faunistique, Station de Zoologie

** Laboratoire de Biométrie

Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,
78000 Versailles

Résumé

Cette méthode, qui fait suite chronologiquement, à la sélection primaire, permet d'étudier d'une façon approfondie, l'efficacité des produits destinés à combattre *T. vaporariorum*, en serre expérimentale. Les cultures sont conduites de la manière la plus proche possible de celle de la pratique mais certaines contingences (économiques par exemple) ne sont pas prises en compte.

La méthode proposée et détaillée doit pouvoir être appliquée quel que soit le lieu d'expérimentation et être reproductible. Les nombreux problèmes soulevés par une telle mise au point sont évoqués : état sanitaire de la culture, choix de la plante-hôte, époques d'expérimentation, nécessité de procéder à une infestation artificielle, taille des plantes, évaluation de la population (choix du stade de l'insecte et de l'étage foliaire de la plante-hôte, classes de notation, nombre d'observations par parcelle...), caractérisation de la parcelle, conduite de l'expérimentation.

L'analyse statistique est basée sur sept critères caractérisant l'efficacité du ou des produits étudiés : surface sous la courbe, surface moyenne de la courbe pour une application, moyenne des dates d'application, moyenne des écarts entre les applications, pente des écarts en fonction du temps, chute relative moyenne par application (effet choc), nombre de traitements.

Introduction

L'expérimentation et la création d'une catégorie d'homologation concernant les insecticides destinés à combattre *Trialeurodes vaporariorum* Westwood ont rendu nécessaire la mise au point d'une méthode d'étude de ces produits. Ce travail est la présentation des résultats de plusieurs années d'essais au laboratoire de Faunistique, en collaboration avec le laboratoire de Biométrie de Versailles.

Il convient d'abord de situer les trois niveaux d'étude qui différencient les travaux consacrés à ce sujet :

— La sélection primaire (« screening » des Anglo-Saxons) qui consiste, par des approches simples, à sélectionner les produits qui paraissent intéressants vis-à-vis d'un ou plusieurs ennemis de cultures :

— Une fois identifiée et la dose approximativement déterminée, la matière

active est soumise à une expérimentation approfondie. Dans le cas de l'Aleurode des serres, cette étude permet de comparer, en condition expérimentale, l'efficacité de plusieurs produits retenus précédemment ou de déterminer leur dose pratique d'emploi et le rythme des applications. L'essai, tout en se rapprochant le plus possible des conditions de la pratique, permet de cerner au plus près les objectifs fixés, en évitant l'influence de facteurs extérieurs : notion de rentabilité, interaction avec d'autres pesticides, possibilité d'infestation artificielle...

Une étude de laboratoire doit compléter et même précéder ces résultats pour préciser le mode d'action et l'efficacité des produits vis-à-vis des différents stades de l'insecte (Hennequin et Auge, 1978). Il est nécessaire également de vérifier l'impact que les insecticides peuvent avoir sur les autres ravageurs et sur les auxiliaires naturels susceptibles d'être employés, comme par exemple les associations : *Tetranychus urticae* - *Phytoseiulus persimilis* (Coulon 1975, Coulon et Barres 1976), mais aussi *Myzus persicae* - *Diaretiella rapae* (Delorme 1976) et *T. vaporariorum* - *Encarsia*.

— Une étude des produits retenus, dans les conditions de la pratique. Il s'agit de vérifier les résultats obtenus au niveau précédant. Le protocole concernant cette étape a fait l'objet d'une mise au point à la Commission des essais biologiques (à paraître en 1979).

C'est une série de propositions concernant l'expérimentation en serre expérimentale qui est présentée ici.

Méthodes généralement employées

Il n'existait pas, à notre connaissance, de méthode détaillée qui ait été publiée avant celle qui a été proposée par l'O.E.P.P. en 1978. Les renseignements provenaient d'indications sommaires fournies à l'occasion de la publication de résultats. Il s'agissait, dans la plupart des cas, du dénombrement de certains stades du ravageur par l'observation de quelques feuilles prises à des niveaux différents sur les plantes (en parcelles ou en pots). La population était généralement évaluée avant le traitement, puis deux fois après.

La méthode préconisée par l'O.E.P.P. semble également trop sommaire : elle envisage de suivre l'efficacité d'une seule application et ne tient pas compte de nombreux facteurs tels que la structure de la population à ce moment, l'évolution préalable de la courbe démographique, l'accumulation de la rémanence du produit et par suite le rythme des traitements...

De tels protocoles ne permettent pas de procéder à une étude comparative précise des produits ou de déterminer valablement la dose pratique d'emploi. Les conditions d'expérimentation sont trop lâches et l'évaluation de l'effet des produits trop succincte.

Méthode proposée

1. — Etat sanitaire de la culture

Il est souhaitable, afin d'obtenir des résultats d'interprétation facile, de n'avoir qu'un ennemi des cultures dans la serre : *T. vaporariorum* en l'occurrence. Pour cela,

certaines points de la méthode prophylactique proposée par della Giustina en 1973 paraissent nécessaires à appliquer. Il s'agit :

- du traitement intérieur des cloisons à l'aide d'une bouillie de chinomethionate (destruction des formes hivernantes d'Acarien et des spores de conservation de l'Oïdium) ;
- de l'introduction d'un plant sain (ou colonisé seulement par le ravageur à étudier) ;
- de la pose de filets à maille fine, aux ouvertures, afin de freiner l'entrée des ennemis animaux.

2. — *Choix de la plante hôte*

Il n'est pas nécessaire, en serre expérimentale, de choisir la plante hôte la plus favorable au ravageur mais plutôt celle qui offre des facilités à l'expérimentateur.

La Tomate a été choisie pour les raisons suivantes :

— le type de taille. La plante est écimée quand elle atteint environ 2 m de haut et tous les rameaux axillaires sont éliminés. Dans le cas de variétés à croissance déterminée, la tige principale est également la seule qui soit conservée. Le fait d'être en présence, seulement, des feuilles de cet axe, facilite l'étude de la distribution de l'Aleurode (et par la suite les indications précises de l'échantillonnage) en évitant la dispersion du ravageur sur la plante ;

— les autres ravageurs. La Tomate est beaucoup moins sensible aux autres déprédateurs que le Concombre ou l'Aubergine, par exemple, et les risques d'avoir à appliquer d'autres insecticides sont donc moins grands.

— les maladies. Cette plante est surtout sensible au Botrytis, mais la baisse de l'hygrométrie et une bonne aération sont des méthodes simples qui doivent freiner le développement de la maladie. Les Cucurbitacées, par contre, présentent l'inconvénient d'être attaquées par l'Oïdium qu'il est difficile de combattre par des méthodes culturales. Les risques d'interférence entre les produits étudiés et les fongicides sont, de ce fait, moins grands chez la Tomate. Nous pouvons indiquer à ce propos que des essais ont été entrepris avec trois fongicides utilisés à leur dose normale d'emploi. Il ressort de cette étude que le thirame et le zinèbe ont une action négligeable sur les aleurodes, en particulier vis-à-vis des adultes. Le manèbe, par contre, présente une efficacité comparable à celle d'un insecticide, puisque les adultes sont tués, 12 h après l'application, dans la proportion de 94 p. 100.

La Tomate semble donc une plante hôte intéressante, car elle permet l'expression d'un potentiel de multiplication convenable du ravageur et réduit les possibilités d'interaction avec d'autres pesticides.

3. — *Epoques de l'expérimentation*

Afin que les produits soient soumis à une forte pression de la part du déprédateur, l'expérience doit être conduite lorsque les conditions climatiques sont les plus favorables au ravageur : printemps et fin de l'été.

4. — Infestation artificielle

Celle-ci doit être faite dès le stade quatre ou cinq feuilles, afin que le niveau d'infestation suffisant pour la première intervention soit atteint précocement. L'expérience peut être menée, ainsi, pendant une cinquantaine de jours soit environ deux générations. Les informations obtenues sont d'autant plus complètes que la durée de l'expérience est longue.

5. — Taille des plantes

Il est important d'éviter la présence des gourmands sur lesquels les adultes ont tendance à migrer. Il faut donc tailler la culture au moins une fois par semaine, sinon deux.

On a intérêt également à maintenir longtemps en place les feuilles âgées. Ceci permet à tous les adultes de la première génération qui proviennent de ces étages foliaires, de migrer à la cime de la plante.

6. — Evaluation de la population

a) Choix du stade de l'insecte.

Seul l'adulte est pris en compte pour les estimations de population car il représente l'unique stade qui soit observable à l'œil nu. L'expérience doit durer suffisamment longtemps pour compenser cet inconvénient.

b) Choix de l'étage foliaire de la plante.

La distribution spatiale des adultes sur la plante n'est pas répartie au hasard. L'insecte s'installe, de préférence, sur les feuilles les plus jeunes. Plusieurs expérimentations ont été menées dans le but de préciser le ou les niveaux préférentiels où se trouvent les adultes en relation avec le stade phénologique de la Tomate.

La figure 1 représente la distribution des adultes sur la plante en fonction de la croissance de celle-ci et de l'évolution de la population du ravageur. Bien que la distribution dépende de nombreux facteurs, en particulier de l'importance de l'infestation et du stade de la plante hôte à ce moment, notre exemple peut être considéré comme représentatif du phénomène étudié.

Chaque rectangle représente un étage foliaire (trente deux comptages hebdomadaires par étage). Les observations ont été menées jusqu'au moment de l'écimage. Après étiage, les imagos se concentrent sur les dernières feuilles. Nous observons sur la figure 1, un étranglement pour chaque distribution qui correspond aux niveaux où se trouvent les larves. Sous ce rétrécissement, l'importance numérique des adultes est due au fait que ceux-ci quittent la feuille, sur laquelle étaient installées les larves, seulement plusieurs jours après leur mue imaginale. Il est visible également que le nombre d'adultes installés sur la dernière feuille développée, représente toujours plus de 10 p. 100 de la population totale. Cette proportion est suffisante pour que l'on puisse conseiller de choisir systématiquement cet étage foliaire pendant toute l'expérience.

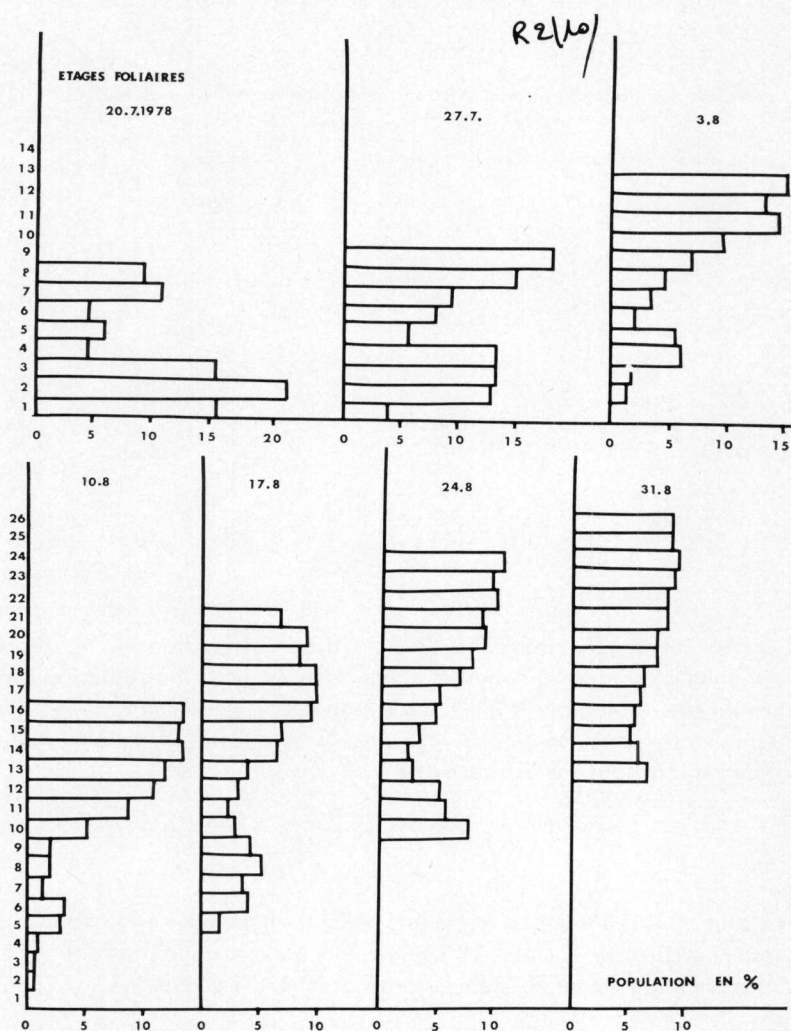


FIG. 1. — Distribution des adultes sur les différents étages foliaires en fonction du stade phénologique de la plante hôte.

c) *Classes de notation* (tabl. 1).

Nous avons utilisé jusqu'en 1977 les classes de notation concernant les Pucerons des arbres fruitiers, fiche CEB n° 17, (della Giustina et Gervais, 1976). Il s'est avéré que ces classes étaient trop grandes et conduisaient à des surévaluations importantes. Pour le vérifier, nous avons procédé à des dénombrements exacts sur un échantillon de trois cent cinquante observations (avec dix répétitions dans chacune d'entre elles) qui nous ont permis de constater que la distribution était log normale et qu'il était acceptable d'utiliser des classes de notation basées sur la racine quatrième de 10. Le découpage en progression géométrique permet d'utiliser le numéro de la classe au lieu du logarithme de la valeur moyenne. Ce numéro de la classe est utilisé uniquement

TABLEAU 1

Définition des classes de notation et leur correspondance en niveau de population

Classes note y	Nombre d'aleurodes par feuille observée		Moyenne arithmétique de la classe	Valeur donnée par la formule
	Limite inférieure	Limite supérieure		
0	0	0	0	0
1	1	1	1	1
2	2	2	2	2
3	3	5	4	4,1
4	6	10	8	7,7
5	11	17	14	14,0
6	18	30	24	24,7
7	31	56	44	43,0
8	57	100	79	74,6
9	101	170	135	128,7
10	171	300	236	211,7
11	301	560	430	381,3
12	561	1 000	786	655,7

pour les calculs statistiques (moyenne, test, ...). Il faut retransformer les résultats en nombre d'individus lorsque l'on veut les interpréter. En effet, l'importance des dégâts est proportionnelle au nombre d'individus et non à son logarithme.

Si x est la valeur calculée d'après les numéros des classes (jusqu'à la valeur 10,5) et n le nombre d'individus, on peut prendre :

$$n = \exp \left(\frac{x}{1,85} \right) - 0,95 \quad \text{pour } 2 < x < 10,5$$

$$n = x \quad \text{pour } 0 \leq x \leq 2.$$

Il existe un décrochement entre la moyenne arithmétique et la valeur donnée par la formule, à partir de la classe 11. Cette différence est peu importante car de telles classes s'observent seulement au moment de la première application.

d) *Nombre d'observations par parcelle.*

Pour déterminer ce nombre, un comptage exhaustif a été effectué au début d'une expérimentation. Le nombre exact d'aleurodes adultes sur une des feuilles les plus infestées de chaque pied a été noté. A partir de ces données, par tirage au sort et simulation, les intervalles de confiance de la moyenne obtenue par seule connaissance des classes préconisées ont été calculés pour des nombres d'observations variant de 5 à 35. Il ressort que :

- Cinq comptages sont insuffisants.
- Quinze comptages permettent déjà une bonne appréciation.

Au-delà de vingt, l'augmentation de précision est négligeable en rapport au temps d'observation supplémentaire nécessaire.

On peut donc retenir le chiffre de vingt observations par parcelle, faites sur des pieds différents (della Giustina et Doyran, 1978).

7. — La parcelle

a) Nombre de plantes.

Elle doit donc comporter au moins vingt plantes qu'il est préférable de disposer sur deux rangs afin de faciliter les applications et l'isolement de la parcelle.

b) Isolement.

Chaque parcelle est séparée de ses voisines par une cloison plastique translucide qui est fixée à un fil de fer situé au même niveau que celui qui soutient les plantes. Elle pend jusqu'au sol et permet ainsi de protéger les autres parcelles des projections insecticides et de limiter les déplacements des adultes. Lorsque le produit a une action persistante, on limitera l'accentuation de la mortalité des adultes venant au contact de la paroi en disposant, à l'intérieur, une seconde cloison amovible. Celle-ci sera installée juste avant l'application et retirée quelques heures plus tard. Cette installation s'applique aux produits n'ayant pas ou peu de tension de vapeur. Il sera nécessaire, sinon, d'isoler complètement les parcelles les unes des autres.

8. — Conduite de l'expérimentation

Le plan de l'expérience retenu est celui dit, des blocs complets. Lorsque la population dans la serre, juste avant la première application, est distribuée d'une manière homogène, on déterminera des blocs parallèles. Dans le cas, fréquent, d'une distribution hétérogène, on déterminera des blocs éclatés homogènes car l'infestation initiale influe fortement sur les résultats.

— Première application. — Il est nécessaire que la population soit importante, comprise entre trois cents et cinq cents adultes par feuille, afin de bien démontrer les qualités des pesticides agissant sur des populations bien installées.

Il est souhaitable, dans le cas d'une pulvérisation, d'employer un appareil de type azo-propane qui est maniable et d'un débit constant. Il est préférable, également, de ne mettre dans le pulvérisateur que le volume requis pour le traitement car une quantité supérieure nécessite des manipulations supplémentaires inutiles et risque d'être une source d'erreur.

Cette première application est faite, le même jour, dans toutes les parcelles, quel que soit le niveau des populations dans les différents blocs.

— Traitements suivants. — En dehors de la première application qui est généralisée, chaque parcelle est ensuite traitée indépendamment des autres. Une telle conduite nécessite l'évaluation quotidienne de la population adulte de chaque parcelle et la définition d'un seuil d'intervention.

Il est nécessaire que le niveau d'intervention, à partir duquel un traitement est appliqué dans la parcelle, soit assez élevé. Le choix d'une telle valeur, nous l'avons vu, s'explique par le fait que la pression démographique doit être suffisamment forte pour faire ressortir les qualités insecticides des produits étudiés. Le seuil d'intervention avait donc été fixé en 1977 (della Giustina et Le Rumeur) à trente adultes, en moyenne, par feuille observée, pour une parcelle. Ce chiffre avait été établi avec le système précédent de notation, qui surévaluait le niveau de population comme l'indique le

paragraphe : classes de notation. A partir des trois mille cinq cents dénombrements exacts auxquels nous avons procédé, l'analyse statistique a montré que cette moyenne de trente correspondait, en fait, à vingt adultes. C'est donc cette nouvelle valeur que nous avons utilisée par la suite et son équivalent moyenne de classe qui se situe à 5,6.

9. — Exemple de résultats expérimentaux

La figure 2 donne l'évolution type du niveau de population de deux parcelles d'un même bloc ayant été traitées par deux produits différents (courbe 1 : produit de référence, courbe 2 : produit étudié). Le niveau de population est estimé par les vingt comptages quotidiens de la parcelle. On peut remarquer que lorsque le seuil d'intervention (5,6) est atteint, la parcelle est traitée, ce qui se traduit par une chute de la courbe.

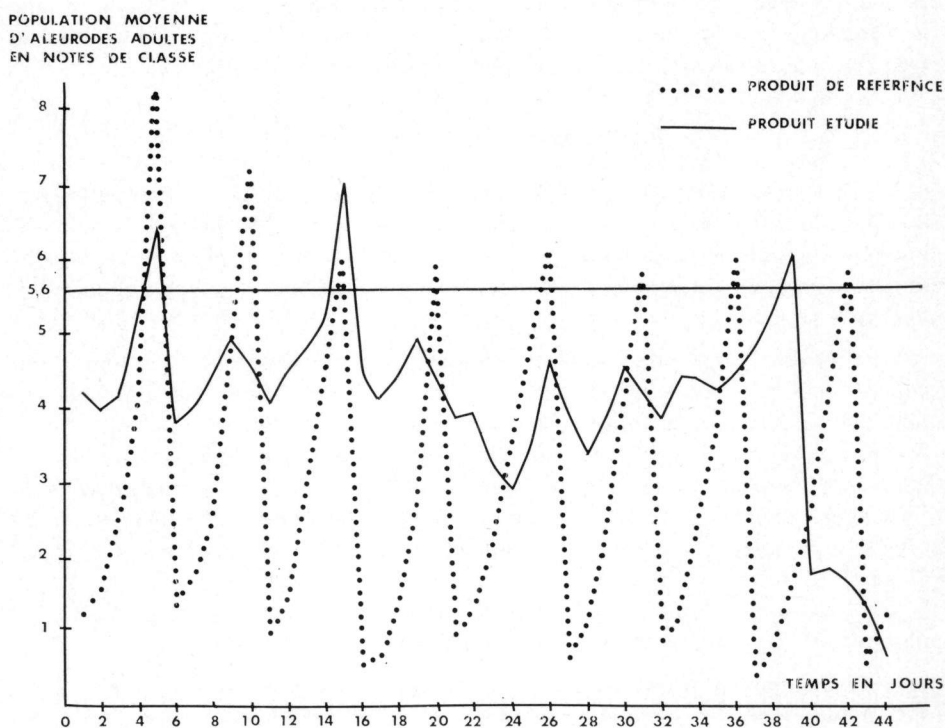


FIG. 2. — Evolution des populations dans deux parcelles du même bloc.

L'ensemble de la courbe de chaque parcelle représente l'observation élémentaire. Dans le cas où l'on a affaire à quatre produits et quatre répétitions, nous disposons donc de seize courbes. L'analyse statistique repose sur leur comparaison. Nous pouvons voir immédiatement, dans notre exemple, deux caractéristiques importantes des produits :

— leur persistance d'action (courbe 1, pas de rémanence car le rythme des applications est régulier, à l'inverse de la courbe 2).

— l'effet choc. Le produit de référence est ici supérieur à celui qui est étudié.

Pour nous ramener à des valeurs quantifiées permettant l'analyse statistique, nous avons défini sept critères mesurant certaines caractéristiques de chaque courbe.

10. — Analyse statistique

— Critère n° 1 : surface sous la courbe.

Traduit l'effet global du protocole suivi au cours de l'expérimentation. La comparaison de ces surfaces indique si toutes les parcelles ont été traitées de façon analogue.

Si x_j est la valeur de la courbe le jour j et que le nombre de jours de l'expérimentation a varié de 1 à J .

$$C1 = \sum_{j=2}^{J-1} x_j + \frac{x_1 + x_J}{2}.$$

— Critère n° 2 : moyenne des dates d'application.

Elle est d'autant plus faible, que les produits ont été administrés au début de l'expérimentation. Elle donne donc une indication de la rémanence des produits.

Si $n + 1$ traitements ont été appliqués aux jours 0, t_1 , ..., t_n (on compte la première application).

$$C2 = \frac{\sum_{i=1}^n t_i}{n + 1}.$$

— Critère n° 3 : moyenne des écarts entre les applications.

Elle indique la durée moyenne d'efficacité d'une application. C'est une autre manière que $C2$, d'apprécier la rémanence des produits, mais qui élimine la durée de la dernière application que l'on ne connaît pas.

$$C3 = \frac{t_n}{n}.$$

— Critère n° 3 bis : surface moyenne sous la courbe pour une application.

On peut l'utiliser dans le cas où les critères $C1$, $C2$, $C3$ ne sont pas significatifs

$$C3 \text{ bis} = \frac{C1}{n}.$$

— Critère n° 4 : pente des écarts en fonction du temps.

Elle permet d'apprécier si le rythme des applications a été constant (pente nulle) ou a évolué au cours de l'expérience (un espacement se traduit par une pente positive).

$$C4 = \frac{\sum_{i=1}^n (t_i - t_{i-1} - C3) \left(t_i - C2 \cdot \frac{n+1}{n} \right)}{\sum_{i=1}^n \left(t_i - C2 \cdot \frac{n+1}{n} \right)^2}.$$

— Critère n° 5 : Chute relative moyenne par application.

Elle caractérise l'effet choc du produit, le lendemain du traitement. L'application initiale est alors déduite car la chute dépend essentiellement de l'infestation initiale.

$$C5 = \sum_{i=1}^n \frac{x_{t_i} - x_{t_{i+1}}}{x_{t_i}} \cdot \frac{1}{n}.$$

— Critère n° 6 : nombre de traitements.

C'est une autre mesure de la persistance d'action du produit (déjà appréciée par le critère n° 3). Ce critère peut être utile lorsque le nombre d'applications est faible et que le dernier écart, parfois très grand, n'a pas été utilisé pour le calcul de la moyenne.

$$C6 = n.$$

Sur chacun des critères, peut être effectuée l'analyse de variance correspondante au plan en bloc complet. Pour une interprétation globale, il est préférable de réaliser l'analyse de variance multivariable qui tient compte de la redondance entre les divers critères (Rao, 1973). Cela permet, d'autre part, de situer les produits les uns par rapport aux autres, de manière synthétique, dans les représentations factorielles (sur les premiers plans discriminants).

Si l'infestation initiale des blocs est très hétérogène, il convient de prendre le niveau d'infestation initiale, caractérisé par sa note, comme covariable.

11. — Observation de phénomènes secondaires

Il est important de noter les effets de phytotoxicité éventuels car ceux-ci peuvent être déterminants pour l'emploi ultérieur de la matière active.

On peut également enregistrer la récolte des quatre parcelles d'un même produit afin de noter l'effet masqué d'une phytotoxicité possible par rapport à l'insecticide de référence.

L'action du produit sur d'autres ravageurs éventuellement présents, doit être mesurée.

Conclusion

Telle qu'elle se présente, cette expérimentation est longue et astreignante. Elle semble être, cependant, la méthode qui donne actuellement l'information la plus complète sur l'efficacité des pesticides destinés à combattre l'Aleurode des serres, en définissant sept critères d'étude.

Cette méthode peut être d'autant plus facilement généralisée que les conditions culturales (climatiques, taille, variétés...) sont aisément reproduites d'une année à l'autre, quel que soit le lieu d'implantation. Ceci rend plus commode la possibilité de confirmer les résultats dans le temps et dans l'espace.

Nous avons ainsi pu comparer en 1977 (della Giustina et Le Rumeur) l'efficacité des quatre pyrethrinoides halogénés qui étaient déjà au stade du développement. Il s'agissait du fenvalerate, de la permethrine, de la cypermethrine et de la decamethrine. Ces insecticides ont été comparés entre eux et à un produit de référence, la bioresmethrine. Nous avons pu démontrer, aux doses d'emploi conseillées par les fabricants,

une nette supériorité des deux derniers produits. L'année suivante (della Giustina et Mlle Doyran, 1978) avec la méthodologie améliorée décrite dans ce texte, nous avons recherché la dose normale d'emploi de la décaméthrine et de la cyperméthrine. Il s'avère que celle de la décaméthrine peut être fixée à 0,75 g/hl, celle de la cyperméthrine à 5 g/hl. Ces résultats ont été confirmés par une expérimentation dans les conditions de la pratique. Cette méthode nous a permis également de proposer un rythme d'applications pour chacun de ces produits.

Plusieurs points cependant mériteraient d'être améliorés afin de faciliter l'étude. Parmi les plus urgents à résoudre, citons :

- la recherche d'un procédé automatique de comptage des adultes qui diminuerait le temps passé aux dénombrements ;
- la possibilité de trouver une méthode permettant d'obtenir une distribution homogène de la population dans la serre, qui simplifierait beaucoup les analyses statistiques.

Cependant, dès maintenant, cette méthode permet une bonne caractérisation des produits destinés à lutter contre *Trialeurodes vaporariorum* et leur homologation. Elle pourrait être aisément généralisée.

Reçu pour publication en mars 1979.

Summary

*A method to study the efficiency of pesticides against
Trialeurodes vaporariorum West. in experimental greenhouses*

This method chronologically following primary screening, allows to study thoroughly the efficiency of chemicals against *Trialeurodes vaporariorum*, in experimental glasshouse. The pattern of culture is as near as possible of the standard model in practice, but some factors (economical for instance) are not taken into account.

The detailed method proposed must be applied whatever the experimental site and be reproducible. The numerous problems raised by such a realization are evoked : sanitary state of the culture, choice of the host-plant, experimental periods, artificial infestation, plant cut, population evaluation (insect stage and host-plant foliar level choices, notation categories, observation number per plot), plot characterization, management of the experimentation.

The statistical analysis is based on seven criterias distinguishing the efficiency of the studied products : surface area of the curve, mean surface area of the curve for one application, mean of the application dates, mean of deviation between applications, slope of deviations depending on time, knockdown effect, number of treatments.

Références bibliographiques

- COULON J., 1975. Méthode pour l'étude en laboratoire de l'activité des produits phytosanitaires vis-à-vis de *Phytoseiulus persimilis*, prédateur d'acariens phytophages. VIII^e Congrès International de la Protection des Plantes de Moscou. Rapports et Informations, section V, 63-70.
- COULON J., BARRES P., 1976. Etude de laboratoire concernant la toxicité des produits phytosanitaires pour *Phytoseiulus persimilis*. O.I.L.B. Groupe de travail lutte intégrée en cultures sous verre, Antibes, Bulletin S.R.O.P., 45-63, 1976/4.
- DELORME R., 1976. Importance relative de divers facteurs intervenant dans la toxicité manifestée par certains pesticides à l'égard de *Diuretiella rapae* M'INTOSH. O.I.L.B. Groupe de travail lutte intégrée en cultures sous verre, Antibes, Bulletin S.R.O.P., 86-98, 1976/4.
- della GIUSTINA V., 1973. Epidémiologie des ravageurs aériens des cultures légumières en serre. Moyens nouveaux de lutte. Défense des végétaux, 163, 250-257.

- della GIUSTINA W., GERVAIS A., 1976. Efficacité du méthoprène, de la bioresméthrine, du pirimiphos-méthyle vis-à-vis de l'Aleurode des serres : *Trialeurodes vaporariorum* West. *Phytiatrie-Phytopharmacie*, **25**, 283-302.
- della GIUSTINA W., LE RUMEUR J. Y., 1977. La lutte chimique vis-à-vis de l'Aleurode des serres : *Trialeurodes vaporariorum* West. Efficacité de certains pyréthrinoides halogénés et de l'association bioresméthrine et méthoprène. *Phytiatrie-Phytopharmacie*, **26**, 277-294.
- della GIUSTINA W., DOYRAN S., 1978. Recherche de la dose et du rythme de traitement de deux pyréthrinoides halogénés vis-à-vis de l'Aleurode des serres : *Trialeurodes vaporariorum* West. *Phytiatrie-Phytopharmacie*, **27** (sous presse).
- HENNEQUIN J., Mme AUGE D., 1978. La lutte contre les aleurodes des serres, mode d'action des insecticides et les problèmes de résistance. *Phytiatrie-Phytopharmacie*, **27** (sous presse).
- RAO C. R., 1973. Linear statistical inference and its applications. II^e éd. John Wiley et sons, 625 p.
- WOLF E., 1978. Directive pour l'évaluation biologique des insecticides, *Trialeurodes vaporariorum* West. Organisation européenne et méditerranéenne pour la protection des plantes (O.E.P.P.), 22-24.
-

**Un nouveau type d'olfactomètre.
Application à la mesure de la capacité de recherche
et à la localisation des substances attractives de l'hôte
chez les Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae)**

L. FERREIRA, B. PINTUREAU et J. VOEGELE

Station de Zoologie et de Lutte biologique, INRA
06602 Antibes

Résumé

L'olfactomètre à diffusion décrit dans le mémoire est inspiré du système d'Urquijo. Il a permis de tester, pour plusieurs espèces de Trichogrammes, l'attractivité de deux hôtes : les œufs d'*Ephestia kuehniella* et de *Mythimna unipuncta*. L'effet des substances produites par les imagos a été mesuré avec les femelles d'*Ephestia*.

Les œufs de Lépidoptères attirent les Trichogrammes surtout femelles par des substances qui leur sont propres ou qui sont issues des glandes collétériques de la mère. Les mâles réagissent à l'ensemble du corps du Lépidoptère et donc probablement aux écailles.

I. — Introduction

La possibilité de découverte de l'hôte par voie olfactive est certainement l'une des séquences les plus importantes de la spécificité parasitaire. Ainsi les Trichogrammes, parasites oophages, perçoivent l'odeur des œufs de Lépidoptères, conduisant à ce que Urquijo (1946, 1950) a appelé l'ovotropisme. Ils perçoivent également l'odeur des papillons adultes femelles et donc la trace qu'ils laissent lors de leur ponte, ceci grâce à des récepteurs situés sur les antennes (Quednau, 1956) et les pattes (Laing, 1937). Plus récemment, Lewis *et al.* (1971, 1972, 1975, 1976) ainsi que Nordlund *et al.* (1974) découvrirent des substances attractives pour les parasitoïdes dans les écailles des papillons. Ces kairomones, non seulement provoquent l'orientation des Trichogrammes adultes mais stimulent leur capacité de ponte et l'ensemble de leurs caractères biologiques, c'est pourquoi elles furent employées en lutte biologique (Nordlund *et al.*, 1976 ; Jones *et al.*, 1976 ; Stengel *et al.*, 1977).

Il était intéressant, dans le cadre de la caractérisation biologique de plus d'une centaine de souches de Trichogrammes élevées en permanence à la Station de Zoologie d'Antibes, de mettre au point un olfactomètre et de définir une méthodologie susceptibles de permettre d'apprécier la découverte par les parasitoïdes et donc l'activité de divers hôtes (œufs) et insectes parfaits.

II. — Description de l'olfactomètre

Une revue critique des divers olfactomètres nous est donnée par Jourdan, 1976, qui en distingue deux types fondamentaux : par écoulement et par diffusion. Tandis que les premiers sont complexes et fournissent des résultats difficiles à interpréter ; les seconds, du fait de leur volume jusque là limité (200 cm³ pour Oksanen *et al.*, 1970 ; 350 cm³ pour Selander *et al.*, 1973, 1974), présentent, comme principal défaut, une uniformisation de la distribution de l'odeur et donc une absence de gradient et de grandeur orientante. Feliciangeli (1973) a toutefois amélioré ce dernier système en renouvelant l'air mais le dispositif proposé est encombrant et limité dans ses performances.

L'olfactomètre à diffusion (fig. 1) que nous avons utilisé est inspiré du système d'Urquijo (1946), il est en matière plastique acrylique transparente et de forme parallélépipédique (10 × 10 × 6 cm, soit un volume de 600 cm³). Sur trois de ses faces, une ouverture circulaire de 3,5 cm de diamètre recouverte d'un fin grillage en laiton permet une bonne aération, la cage étant placée dans une étuve ventilée où règnent les conditions suivantes : 25 °C, 65 p. 100 H. R. et 16 h de lumière par jour.

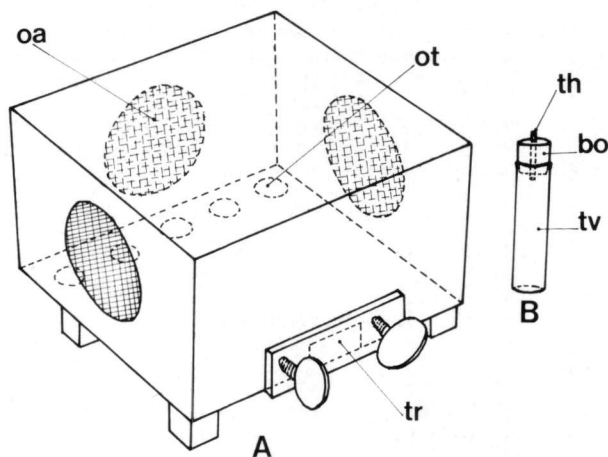


FIG. 1. — Olfactomètre utilisé pour l'étude des *Trichogrammes*, sorti de l'enceinte noire entourant toutes ses faces sauf celle comportant la trappe (*tr*). A : Cage en matière plastique acrylique transparente ; *tr* : trappe par où sont introduits les *Trichogrammes* ; *oa* : ouverture d'aération grillagée ; *ot* : ouverture par où sont introduits les tubes B ; B. *tv* : tube de verre ; *bo* : bouchon ; *th* : morceau de tube à hématocrite de 1 mm de diamètre.

La face inférieure de l'olfactomètre comporte cinq trous de 1 cm de diamètre par où sont introduits cinq tubes en verre fermés par un bouchon dans lequel un morceau de tube à hématocrite aménage une ouverture de 1 mm de diamètre. La face latérale la plus éloignée des cinq orifices comporte, enfin, une petite trappe.

C'est par cette trappe que sont introduits les parasitoïdes (100, sous forme de nymphes prêtes à émerger ⁽¹⁾), tandis que les tubes contiendront l'appât. Les *Tricho-*

⁽¹⁾ Quelques gouttes de miel qui serviront de nourriture aux imagos sont également introduites dans la cage avec les nymphes.

grammes présentent un phototropisme positif et un géotropisme négatif, l'appât a donc été placé de telle sorte que pour l'atteindre, les parasitoïdes aient à lutter contre ces orientations : l'olfactomètre est éclairé sur la seule face comportant la trappe (le reste étant entouré d'une enceinte noire) et l'ouverture des tubes à hématocrite est supérieure.

III. — Méthode

L'attractivité de deux hôtes pour plusieurs espèces de *Trichogramma* a été testée : œufs d'*Ephestia kuehniella* Zell. (Pyralidae) et de *Mythimna unipuncta* Haw. (Noctuidae). Les femelles d'*Ephestia* ont permis de mesurer l'effet des substances produites par les imagos.

Une surface d'œufs-hôtes constante (2 cm²) est placée dans chaque tube de la cage, pour *E. kuehniella* cela représente environ 800 œufs mais beaucoup moins pour *M. unipuncta*. Un seul imago, ou partie de celui-ci, est logé dans chaque tube.

L'observation visuelle de longue durée a permis de vérifier que les parasitoïdes entrés dans un tube ne ressortaient que très rarement, ce qui nous permet d'effectuer les mesures en comptant le nombre de ces individus mâles et femelles, contrairement à la méthode d'Urquijo (1946, 1950) qui consistait à dénombrer les œufs parasités.

Nous avons également observé que le nombre d'individus présents dans les tubes n'était pas significativement différent le matin et le soir d'une même journée, ce nombre augmentant par contre d'un jour sur l'autre. Ceci, signifiant probablement que le phototropisme est supérieur à l'attractivité olfactive, nous permet de n'effectuer qu'un comptage journalier ; nous avons choisi de le renouveler durant 3 jours après l'émergence des *Trichogrammes*.

Chaque expérimentation est renouvelée deux fois, ce qui représente dix tubes. Un indice de capacité de recherche de l'hôte ou de la femelle de Lépidoptère (lcr) a été ainsi calculé :

$$lcr = \frac{\sum (3 nj_1 + 2 nj_2 + nj_3)}{10}$$

où n représente le nombre de *Trichogrammes* mâles ou femelles entrant dans un tube aux jours j_1 , j_2 et j_3 .

En conséquence, pour un tube et un sexe de parasitoïdes :

nj_1 = nombre d'individus présents à j_1

nj_2 = (nombre d'individus présents à j_2) — nj_1

nj_3 = (nombre d'individus présents à j_3) — ($nj_1 + nj_2$).

Ce calcul permet de distinguer, outre le nombre de *Trichogrammes* attirés, la rapidité avec laquelle la recherche s'effectue.

Les œufs-hôtes étant collés sur une plaquette de bristol, il a fallu tester l'action éventuelle de ces substrats sur les parasitoïdes. Les comparaisons sont faites avec l'effet du hasard (tubes entièrement vides), les moyennes étant calculées sur le modèle d'lcr (ce travail a été mené sur une seule souche, la n° 16).

Nous avons constaté que la colle arabe n'avait pas d'effet attractif (test « t » : $t = 1,7$ pour les femelles et $t = 0$ pour les mâles).

Si le bristol en tant que tel n'exerce pas d'action, sa couleur par contre, en pré-

sente une sur les mâles. Nous avons, en effet, testé quatre couleurs (vert, rouge, bleu, jaune) de plaquettes et les jaunes attirent les mâles ($t = 2,7$ entre l'absence de plaquette et la plaquette jaune), les autres couleurs étant sans effet.

Nous avons donc adopté une couleur unique, le jaune et avons testé toutes les souches de *Trichogrammes* en expérience à l'aide de ces plaquettes recouvertes de colle. De grandes différences ayant été constatées, nous avons défini un nouvel indice (Imo) calculé sur le modèle d'Icr et indiquant l'effet substrat (certaines souches pouvant y être plus ou moins sensibles) et surtout les différences de mobilité : les *Trichogrammes* les plus actifs ont plus de chance, sous le simple effet du hasard de pénétrer dans les tubes.

Un dernier indice mesure l'attractivité de l'appât seul : $lat = Icr - Imo$. Dans les expériences avec les femelles de Lépidoptères, notons que Imo est calculé avec des tubes entièrement vides puisque les papillons sont placés sans substrat.

IV. — Indice de mobilité

Huit souches de *Trichogrammes*, appartenant à plusieurs espèces ont été étudiées (tabl. 1).

TABLEAU 1

Indice de mobilité chez 8 souches de *Trichogrammes* classées
par ordre croissant de cet indice chez les femelles

N° Souche	Espèces	Provenance	Imo	
			Femelles	Mâles
81	<i>T. sp. (groupe euproctidis)</i>	France	0,3	0,3
76	<i>T. sp.</i>	Mexique	0,3	1,9
16	<i>T. evanescens</i>	U. R. S. S.	1,6	0,4
5	<i>T. sp. (groupe evanescens)</i>	Maroc	1,7	1,1
68	<i>T. minutum</i>	Mexique	2,2	3,6
1	<i>T. sp. (groupe evanescens)</i>	France	2,5	3,7
14	<i>T. acheae</i>	U. S. A.	4,7	0,4
57	<i>T. fasciatum</i>	Mexique	7,3	4,2

Nous remarquons que Imo est dans la plupart des cas supérieur dans un sexe, mais qu'il peut s'agir soit du mâle, soit de la femelle.

Tandis que la souche 81 se déplace très peu, la souche 57 est très active et celles du groupe *evanescens* (16, 5, 68, 1) présentent des chiffres moyens. Les différences entre les souches extrêmes (81 et 57) sont, suivant le test « t », hautement significatives ($t = 4,5$ pour les femelles et 3,8 pour les mâles).

V. — Attractivité des œufs-hôtes

1. — Attractivité d'*Ephestia kuehniella* pour 8 souches de *Trichogrammes*

Nous constatons (tabl. 2) que l'attractivité concerne essentiellement les femelles, et que les souches européennes du groupe *evanescens* sont les plus sensibles à l'odeur

des œufs d'*E. kuehniella*. Nous pouvons classer ces souches en trois groupes selon la valeur décroissante de leur lat : 1 et 16 ; 68, 5, 76, 57 et 14 ; 81. Remarquons que si la souche 57 est très mobile, elle est faiblement attirée par les œufs proposés, c'est ce qui explique l'écart entre lcr et lat.

TABLEAU 2

Indices de capacité de recherche de l'hôte (lcr) et d'attractivité (lat) chez 8 souches de *Trichogrammes*, les hôtes étant constitués d'œufs d'*Ephestia kuehniella*

N° souches	lcr		lat	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
16	10,7	0,9	9,1	0,5
1	9,5	1,0	7,0	0
68	5,9	3,3	3,7	0
5	4,1	0,1	2,4	0
76	2,7	3,2	2,4	1,3
57	9,3	1,4	2,0	0
14	6,2	0,9	1,5	0,5
81	0,7	1,1	0,4	0,8

2. — Attractivité comparée de deux hôtes pour les souches européennes du groupe *evanescens*

L'attractivité des œufs de *Mythimna unipuncta* vis-à-vis de deux souches (n° 1 et 16) de *Trichogrammes* a été comparée à celle des œufs d'*E. kuehniella* (tabl. 3).

TABLEAU 3

Indices de capacité de recherche de l'hôte (lcr) et d'attractivité (lat) chez deux souches de *Trichogrammes* ; comparaison de deux hôtes

Hôtes	lcr				lat			
	Femelles		Mâles		Femelles		Mâles	
	Sou. 16	Sou. 1	Sou. 16	Sou. 1	Sou. 16	Sou. 1	Sou. 16	Sou. 11
Œufs d' <i>E. kuehniella</i>	10,7	9,5	0,9	1,0	9,1	7,0	0,5	0
Œufs de <i>M. unipuncta</i>	4,2	0,9	1,8	3,1	2,6	0,5	1,4	1,3

Nous constatons que, pour les femelles, l'attractivité est nettement plus élevée avec *Ephestia* qu'avec *Mythimna*. Cette Noctuelle fait, en outre, apparaître une différence hautement significative entre les souches 1 et 16, la deuxième étant plus sensible à l'odeur des œufs de *Mythimna*.

Les Trichogrammes européens du groupe *evanescens* sont donc peu attirés par les œufs de *Mythimna* et notamment en ce qui concerne la souche française ; le parasitisme naturel de cette Noctuelle n'a d'ailleurs jamais été signalé en Europe.

3. — Localisation de la substance attractive des œufs-hôtes

Nous avons, à l'aide de la souche n° 16, testé des œufs d'*Ephestia* lavés trois fois à l'eau distillée puis collés sur une plaquette de bristol.

L'attractivité de tels œufs est nettement moindre puisque l'Icr passe à 4,7 pour les femelles et 1,4 pour les mâles (l'Iat étant respectivement de 3,1 et 1,0).

Ainsi, la substance attractive serait superficielle et hydrosoluble, ce qui peut avoir une conséquence dans la nature : les parasitoïdes doivent trouver leurs hôtes plus difficilement après une période pluvieuse si ceux-ci sont mal protégés.

VI. — Attractivité des lépidoptères adultes

1. — Technique

Comme nous l'avons dit, les Trichogrammes savent découvrir les papillons femelles, nous avons donc voulu savoir si l'attractivité de l'imago était comparable à celle de l'œuf.

Les expériences ont été menées avec la souche n° 16 et *Ephestia kuehniella*. Dans un premier temps, une femelle vivante de papillon a été placée dans chaque tube de la cage, puis afin de rechercher la partie de l'individu la plus attractive, nous avons d'une part placé les deux ailes et d'autre part le reste du corps. Enfin, nous avons testé les glandes collétériques, dont les sécrétions sont généralement abondantes chez les Lépidoptères et recouvrent les œufs émis.

Ces diverses expériences devraient nous renseigner sur la source de la kairo-mone attirant les Trichogrammes.

2. — Attractivité des femelles d'*Ephestia* vivantes

Nous constatons (tabl. 4) que l'ensemble des odeurs dégagées par le Lépidoptère femelle attire faiblement les mâles, et pas du tout les femelles de Trichogramme.

Mais ce résultat peut être dû au fait que le papillon prisonnier émet des substances répulsives ou inhibitrices, nous avons donc continué les expériences en utilisant des Lépidoptères fraîchement sectionnés.

3. — Attractivité des femelles d'*Ephestia* fraîchement tuées

Les ailes seules (tabl. 4) attirent un peu les Trichogrammes mâles, le reste de l'imago a, par contre, une action beaucoup plus importante sur les deux sexes et surtout sur les mâles. Ceci confirme donc l'influence de l'emprisonnement du papillon vivant que nous avons supposé.

TABLEAU 4

*Indices de capacité de recherche de la femelle d'Ephestia (lcr)
et d'attractivité (lat) chez la souche n° 16*

	Corps complet		Ailes		Corps sans ailes		Glan. collétériques	
	lcr	lat	lcr	lat	lcr	lat	lcr	lat
Femelles	1,7	0	3,3	0,2	6,3	3,2	6,1	3,0
Mâles	3,5	3,1	3,9	3,5	11,6	11,2	4,5	4,1

4. — Attractivité des glandes collétériques

Nous constatons (tabl. 4) que ces glandes attirent les femelles autant que le corps du Lépidoptère débarrassé de ses ailes, mais beaucoup moins les mâles.

Le produit des glandes collétériques exerce donc une action sur les Trichogrammes des deux sexes et surtout sur les femelles, tandis que d'autres substances présentes dans l'ensemble du corps des papillons, y compris les ailes, attirent seulement les parasitoïdes mâles.

L'attraction des femelles est cependant plus faible qu'avec les œufs non lavés et nous pouvons noter que l'lcr obtenu avec ces œufs est sensiblement égal à la somme de ceux obtenus avec les œufs lavés et les glandes collétériques. Ce qui indique que l'attractivité des hôtes est due à deux types de substances, l'un propre à l'œuf (une telle substance est signalée par Vinson, 1975 chez *Heliothis virescens* F.) et l'autre déposé par la femelle lors de la ponte. L'action des glandes collétériques sur les mâles est par contre supérieure à celle des œufs lavés ou non, la substance provenant de l'œuf peut donc être répulsive ou inhibitrice pour ce sexe.

VII. — Conclusion

Nous disposons, avec ce nouveau type d'olfactomètre à diffusion, d'un instrument relativement sensible pour mesurer d'une part la mobilité, la capacité de déplacement et d'exploration d'un site d'accès difficile que nous exprimons par l'indice Imo et, d'autre part, l'attractivité de diverses substances.

Les substrats des œufs-hôtes utilisés (bristol et colle arabe) ne sont pas attractifs pour les Trichogrammes, par contre la couleur (si elle est jaune) de ceux-ci exerce une influence, ce qui n'a d'ailleurs rien d'étonnant car les Hyménoptères s'engluent facilement dans les pièges de cette coloration.

Les œufs de Lépidoptères attirent les Trichogrammes, surtout femelles, et nous avons pu montrer que plusieurs substances en étaient la cause, celles-ci étant d'une part propres à l'œuf et d'autre part issues des glandes collétériques de la mère. Les Trichogrammes mâles sont, quant à eux, attirés par des substances émises par l'ensemble du corps du Lépidoptère, y compris les ailes et les glandes collétériques. Les écailles interviennent donc probablement et ceci confirme les travaux de Lewis *et al.*, (1971,

1972, 1975, 1976) mais leur action se fait surtout sentir chez les mâles, et c'est là un résultat nouveau.

Les huit souches de *Trichogrammes* testées vis-à-vis des œufs d'*E. kuehniella* montrent que de grandes différences séparent les espèces et que s'il n'existe pas de spécificité parasitaire au sens strict, une préférence marquée apparaît. Les expériences menées avec les œufs de *M. unipuncta* confirment ce phénomène : les parasitoïdes du groupe *evanescens* préfèrent *Ephestia* et parmi eux, ceux d'Europe Centrale sont plus attirés par *Mythimna* que ceux provenant de France.

Cet olfactomètre permettra d'approfondir cette notion de *preferendum* et pourra être utilisé non seulement pour les *Trichogrammes*, mais pour de nombreux autres insectes parasites ou prédateurs.

Reçu pour publication en mars 1979.

Summary

A new type of olfactometer. Application to the measurement of the ability of researching and locating the attractive substances of the host in the Trichogrammatidae (Hym. Trichogrammatidae)

The diffusion olfactometer described in the paper is inspired by Urquijo's system. It allowed to test for several *Trichogrammatidae* species the attractive power of two hosts : the eggs of *Ephestia kuehniella* and of *Mythimna unipuncta*. The effect of the substances given off by the imagoes was measured with the females of *Ephestia*.

The eggs of the *Lepidoptera* attract the *Trichogrammatidae* especially the females by substances of their own or substances coming from the colleterial glands of the mother. The males react toward the whole body of the *Lepidoptera* and thus probably to the scales.

Références bibliographiques

- FELICIANGELI M. D., 1973. Acción atractiva de metepa sobre *Rhodnius prolixus* en condiciones experimentales. *Riv. Parasit.*, **34** (4), 305-309.
- JONES R. L., LEWIS W. J., GROSS H. R., NORDLUND D. A., 1976. Use of kairomones to promote action by beneficial insect parasites. *Pest management with insect sex attractants*, ACS : Symposium series **23** (8), 119-134.
- JOURDAN D., 1976. Contribution à l'étude des olfactomètres entomologiques et de leurs écoulements. Thèse, Université François Rabelais, Tours, 74 p.
- LAING J., 1937. Host finding by insect parasites. I. Observation on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. *J. anim. Ecol.*, **6**, 298-317.
- LEWIS W. J., SPARKS A. N., REDLINGER L. M., 1971. Moth odor : a method of host finding by *Trichogramma evanescens*. *J. Econ. Entomol.*, **64** (2), 557-558.
- LEWIS W. J., RICHARD L., JONES R. L., SPARKS A. N., 1972. A host seeking stimulant for the egg parasite *Trichogramma evanescens*. Its sources and a demonstration of its laboratory and field activities. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **65** (5), 1087-1089.
- LEWIS W. J., JONES R. L., NORDLUND D. A., SPARKS A. N., 1975. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. I. Evaluation for increasing rates of parasitization by *Trichogramma* spp. in the field. *J. Chem. Ecol.*, **1** (3), 343-347.
- LEWIS W. J., JONES R. L., NORDLUND D. A., GROSS H. R., 1975. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. II. Mechanisms causing increase in rate of parasitization by *Trichogramma* sp. *J. Chem. Ecol.*, **1** (3), 349-360.
- LEWIS W. J., JONES R. L., GROSS H. R., NORDLUND D. A., 1976. The role of kairomones and other behavioral chemicals in host finding by parasitic insects. *Behavioral biology*, **16**, 267-289.
- NORDLUND D. A., LEWIS W. J., GROSS H. R., HARREL E. A., 1974. Description and evaluation of a method for field application of *Heliothis zea* eggs and kairomones for *Trichogramma*, *Environ. Entomol.*, **3**, 981-984.

- NORDLUND D. A., LEWIS W. J., JONES R. L., GROSS H. R., 1976. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. IV. Effect of kairomones on productivity and longevity of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera : Trichogrammatidae). *J. Chem. Ecol.*, **2**, 67-72.
- OKSANEN H., PERTUNEN V., KANGAS E., 1970. Studies on the chemical factors involved in the olfactory orientation of *Blastophagus piniperda* (Col. Scol.). *Contr. Boyce Thompson Inst, Pl.*, **24** (13), 299-304.
- QUEDNAU W., 1956. Die biologischen Kriterien zur Unterscheidung von *Trichogramma* Arten. *Z. Pfl. Krankh. Pfl., Path.*, **63**, 333-344.
- SELANDER J., KANGAS E., PERTTUNNEN V., OKSANEN H., 1973. Olfactory responses of *Hylobius abietis* L. (Col. Curculionidae) to substances naturally present in pine phloem or their synthetic counterparts. *Ann. Entomol. Fenn.*, **39**, 40-45.
- SELANDER J., KALD P., KANGAS E., PERTTUNNEN V., 1974. Olfactory behaviour of *Hylobius abietis* L. (Col. Curculionidae). I. Response to several terpenoid fractions isolated from scots pine phloem. *Ann. Entomol. Fenn.*, **40** (3), 108-115.
- STENGEL M., VOEGELE J., LEWIS W. J., 1977. Les Trichogrammes. Vb. Survie hivernale de *Trichogramma evanescens* Westw. Souche moldave et découverte de *T. cacoeciae* Mar. sur pontes d'*Ostrinia nubilalis* Hubn. dans les conditions agroclimatiques de l'Alsace. *Ann. Zool. anim.*, **9**, 313-317.
- URQUIJO P., 1946. Selección de estirpes de *Trichogramma minutum* Riley de máxima efectividad parasitaria. *Bol. Pat. Veg. Ent. Agr.*, **14**, 199-126.
- URQUIJO LANDALUZE P., 1950. Aplicación de la genética al aumento de la eficacia del *Trichogramma minutum* en la lucha biológica. *Bol. Pat. Veg. Ent. Agr.*, **18**, 1-20.
- VINSON S. B., 1975. Source of material in the tobacco budworm involved in host recognition by the egg-larval parasitoid, *Chelonus texanus*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **68**, 381-4.
-

Chronique des livres

DINGLE H. Edit. — *Evolution of insect migration and diapause. Proceedings in Life Sciences*, Springer, Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1978, 284 p.

Les migrations et la diapause des insectes sont-ils des phénomènes propices à des études sur l'évolution ? Cette question est discutée dans le présent ouvrage qui fait autorité en la matière. L'examen du rôle de la migration et de la diapause dans l'adaptation des cycles évolutifs à de nombreux points de vue (physiologie, écologie, génétique, entomologie) montre que ces mécanismes de fuite constituent une source immense d'informations nouvelles pour la biologie évolutive moderne.

Le livre est divisé en trois sections : physiologie et écologie de la migration, la diapause et sa contribution à la phénologie et aux autres aspects du développement, les interactions entre migration et diapause en rapport avec l'évolution du cycle biologique. Quelques-uns des problèmes-clés auxquels il s'attaque sont l'évolution de la dominance, l'évolution de l'adaptation, la biogéographie comparative et l'évolution de la variation. Ces sujets et d'autres encore sont abordés avec des exemples pris dans de nombreuses espèces d'insectes, ce qui ouvre au lecteur une large perspective sur les problèmes actuels de l'évolution.

SCHMIDT-KOENIG K., KEETON W. T. Edit. — *Proceedings in Life Sciences. Animal Migration, Navigation and Homing Symposium held at the University of Tübingen, august, 17-20 1977*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1978, 462 p.

Le phénomène des migrations animales est extrêmement fascinant. Il reste aussi encore très mystérieux si on pose les questions : « comment les animaux trouvent-ils leur route et leur destination, comment se dirigent-ils ? » Les mécanismes de la navigation et de l'orientation sont au centre des problèmes de la physiologie du comportement.

Le présent ouvrage regroupe quarante-cinq contributions sur les façons dont s'accomplit la migration, sur les hypothèses et la démonstration expérimentale de possibles intentions et sur les sens impliqués dans la navigation animale et le « homing » des arthropodes jusqu'aux mammifères. Il met le lecteur au courant des dernières recherches en la matière.

LARSSON S. G. — *Baltic Amber. A palaeobiological study*. Entomonograph, vol. 1, 1978. Scandinavian Science Press, LTD, Klampenborg, Danemark 192 p.

La série « Entomonograph » a pour but de remédier au problème du manque de place disponible pour publier des travaux entomologiques d'une certaine ampleur. Le contenu des volumes est de nature variée, mais ils ont un caractère commun : la quantité des données recueillies rendrait difficile la publication par les voies ordinaires.

L'étude du Dr Larsson ouvre la série « Entomonograph ». Le but de ce travail est d'analyser et de décrire les groupes d'insectes qui sont inclus dans l'ambre de la Baltique. En matière d'introduction, l'auteur reconstitue en détail l'environnement forestier de l'époque de l'ambre ; ceci présente un intérêt à la fois pour les géologues, les botanistes et les entomologistes.

Lors du Crétacé supérieur et du tertiaire inférieur, antérieurement à la dégradation climatique survenant dès l'Oligocène, les forêts qui comprenaient des arbres à résine avaient une très grande extension géographique. De nos jours, la présence des gîtes à ambre fossile est en relation avec les actions fluviales passées, et un milieu aquatique est nécessaire à leur préservation.

La mise en évidence de la nature florale de l'ambre est établie par deux voies d'investigation principales : la chimie d'abord apporte une information sur la nature et l'état d'évolution des arbres producteurs d'ambre. En second lieu, les éléments floraux qui y sont inclus permettent une reconstitution écologique du milieu forestier.

Les insectes sont de loin les plus abondants parmi la faune de l'ambre. La composition montre une relation éloignée avec les groupes actuels. Le changement de biotope fait penser au rapport étroit qui existe avec la composition en résine. L'étude inclut également les autres classes d'invertébrés qui sont représentées : de nombreux arachnides, acariens, compris ; des myriapodes ; des crustacés isopodes et amphipodes ; des nématodes (*Anguillulidae* parasites de végétaux, *Mermitidae* parasites d'insectes) ; des gastéropodes terrestres ; des oligochètes (*Enchytraeidae*) et aussi des restes de vertébrés tels que plumes et poils.

La classification suivie considère les relations des insectes vis-à-vis de la flore forestière. Certains groupes expriment une relation nutritionnelle comme les insectes vivant aux dépens des végétaux alors que d'autres groupes comprennent la faune des mousses et des écorces, ou encore, des insectes englués durant leur repos. Toutes les formes sont décrites du point de vue écologique ; dans le contexte particulier de cette forêt de la Baltique, productrice de résine. L'abondance des espèces est en relation avec le mode de vie des insectes, avec les facteurs de l'environnement et dépend ensuite du potentiel de préservation.

Dans la conclusion, l'auteur examine le destin de cette forêt face à la dégradation climatique de l'époque néogène, à sa régression géographique progressive vers le sud et au morcellement des ensembles de flore et de faune.

Table des matières : Introduction. Ambre et résine. Flore du territoire de l'ambre. Faune du territoire de l'ambre comprenant : a) les insectes suceurs de végétaux (*Aphidoidea*, *Coccoidea*, *Aleuroidea* ; *Psylloidea* ; des *Auchenorrhyncha* ; certains Hétéroptères et Thysanoptères) ; b) les mangeurs de feuilles et de graines (*Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Bruchidae*, *Tenthredinoidea*, *Cepidae*) ; c) les producteurs de galles (*Cynipidae*, *Cecidomyiidae*) ; d) les suceurs de nectar (*Apoidea*) ; e) les insectes englués pendant leur repos (les insectes plus ou moins bons voliers de divers ordre, en particulier de très nombreux diptères) ; f) la faune des mousses et des écorces (insectes appartenant à des ordres et familles très variés, Collemboles compris, arachnides, acariens et autres arthropodes) ; g) la faune des cavités des troncs et des branches d'arbres (très nombreuses familles telles que *Scolytidae*, *Curculionidae*, *Anobiidae*, *Elateridae*, *Cerambycidae*, *Tenebrionidae*, *Siricidae*, des Isopètes, ...).

Une liste importante de références est fournie à la fin de chaque section. Une liste donne aussi, pour chaque famille et pour chaque ordre le nombre d'échantillons conservés dans les collections du Musée Zoologique de Copenhague. Un index alphabétique des genres et des groupes systématiques cités dans le texte termine l'ouvrage.

J. O.

Immunity in parasite diseases/Immunité et affection parasitaires
Colloque INSERM-INRA : Thivernal Grignon, 5-9-sept. 1977

Session I

Antigènes de parasites I/Parasite antigens I

Chairman : K. S. WARREN (Cleveland, USA)

Co-Chairman : R. ARNON (Rehovot, Israël)

Ruth Arnon (Rehovot, Israël)

The chemistry of antigenic determinants on protein molecules <i>Chimie des déterminants antigéniques des molécules protéiques</i>	11
--	----

K. S. Warren (Ohio, U.S.A.)

Dynamics of host responses parasite antigens : <i>Schistosomiasis</i> and <i>Trichinosis</i> . <i>Cinétique des réponses immunitaires aux antigènes de parasites : Trichinella spiralis et Schistosoma mansoni</i>	25
---	----

S. R. Smithers and F. J. Ramalho-Pinto (Londres, G. B.)

"Concomitant immunity" in schistosomiasis : the response of the host to schistosomular surface antigens "Immunité concomitante" dans la schistosomose : réponse de l'hôte aux antigènes de surface des schistosomules	39
--	----

ROUND TABLE 1 : Antigens and immunological methods / <i>Purification d'antigène — Techniques immunologiques</i>	51
---	----

Moderator : A. CAPRON — Discussion Editor : D. WAKELIN

Antigènes de parasites II/Parasite antigens II

Chairman : P. H. LAMBERT (Genève, Suisse)

Co-Chairman : R. L. M. WILSON (Londres, G. B.)

K. N. Brown (Londres, G. B.)

Antigenic variation <i>Variation antigénique</i>	59
---	----

D. Bout, Y. Carlier, J. P. Dessaint and A. Capron with the collaboration of Deslee D. (Lille, France)

Characterization and purification of <i>S. mansoni</i> antigens <i>Caractérisation et purification d'antigènes de Schistosoma mansoni</i>	71
--	----

R. J. M. Wilson (Londres, G. B.)

Circulating antigens of parasites <i>Antigènes circulants</i>	87
--	----

ROUND TABLE 2 : Immunopathology and the effects of parasites on the immune response of the host / <i>Immunopathologie — Effets de l'infection parasitaire sur les réponses immunitaires de l'hôte</i>	103
---	-----

Moderator : A. C. ALLISON — Discussion Editor : C. D. MACKENZIE

Session II

Mécanismes immunitaires I/Immune mechanisms I

Chairman : R. GISLER (Bâle, Suisse)

Co-Chairman : J. MAUEL (Epalinges, Suisse)

R. H. Gisler (Bâle, Suisse)

Cellular regulation of immune response

Interactions cellulaires au cours des réponses immunitaires 111**J. Mauel** (Epalinges, Suisse)

Immunity to protozoan parasites

Immunité dans les affections parasitaires dues à des protozoaires 127**A. C. Allison and I. A. Clark** (Canberra City, Australie)

Macrophage activation and its relevance to the immunology of parasitic diseases

Activation des macrophages, immunité antiparasitaire et immunopathologie des affections parasitaires . . 147**R. J. Terry** (Uxbridge, G. B.)

Immunodepression in parasite infections

Immunodépression par les parasites 161ROUND TABLE 3 : Effector and escape mechanisms in protozoal infections / *Protozoaires : Mécanismes immunitaires de l'hôte et survie des parasites* 179

Moderator : R. TERRY — Discussion Editor : R. COX

Mécanismes immunitaires II/Immune mechanisms II

Chairman : B. OGILVIE (Londres, G. B.)

Co-Chairman : A. B. KAY (Edimbourg, G. B.)

H. Bazin (Bruxelles, Belgique)

Secretory immunoglobulins and local immunity

Immunoglobulines sécrétoires et immunité locale 185**A. B. Kay** (Edimbourg, G. B.)

The eosinophil leucocyte — Formation, function and fate

Eosinophiles et réponses immunitaires 201**A. Capron, J. P. Dessaint, and Monique Capron** (Lille, France)

Effector mechanisms in immunity to schistosomes

Mécanismes de cytotoxicité et immunité dans la chistosomose 217ROUND TABLE 4 : Effector and escape mechanisms in helminth infections / *Helminthes : Mécanismes immunitaires de l'hôte et survie des parasites* 231

Moderator : S. R. SMITHERS — Discussion Editor : G. C. COLES

Session III

Contrôle immunologique des infestations parasitaires
Immunological control of parasitic infections

Chairman : L. CHEDID (Paris, France)
Co-Chairman : G. M. URQUHART (Glasgow, G. B.)

M. Bridget Ogilvie and M. E. Rose (Londres, G. B.)

The response of the host to some parasites of the small intestine : coccidia and nematodes
Réponse de l'hôte aux parasites de l'intestin grêle : coccidies et nématodes 237

L. Chedid (Paris, France)

Therapeutic potential of immunoregulating synthetic compounds
Applications thérapeutiques possibles des composés synthétiques immunorégulateurs 249

G. M. Urquhart (Glasgow, G. B.)

Irradiated vaccines
Vaccinations à l'aide de larves irradiées 263

P. Péry (Thiverval-Grignon, France)

Host-parasite relationships : Purification of potential antigens according to their structure
Structure et fonction des antigènes de parasites 275

M. G. Taylor, E. R. James, Q. D. Bickle, M. J. Doenhoff and G. S. Nelson (Saint Albans, Angleterre)

Vaccination in Schistosomiasis
Vaccination et schistosomose 291

Conclusion/Concluding remarks

D. S. Rowe (Genève, Suisse)

Vaccines and other immunological approaches to the control of parasitic diseases : needs and prospects
Vaccination et autres méthodes immunologiques de lutte contre les maladies parasitaires : besoins et perspectives 307
Participants 311
Liste des publications de l'INSERM 317

Contents

G. L. JANEAU, J. P. QUERE, F. SPITZ, J. P. VINCENT. — The radio-tracking in forest, experiments carried on roe-deer (<i>Capreolus capreolus</i>).....	131
J. P. VINCENT, G. JANEAU, J. P. QUERE, F. SPITZ. — Distribution and activity rhythm of the Roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>) in open forest.....	145
Eliane de LAVAU, G. SIOU, G. GROLLEAU, Jeannine CARPENTIER-LE SECH. — Comparative study of the diquat and paraquat action on the digestive mucosa of mouse, rat and rabbit.	159
V. ALEXANDRAKIS and P. NEUENSCHWANDER. — The influence of road dust on <i>Aspidiotus nerii</i> Bouché (Hom. <i>Diaspididae</i>) and its main parasite <i>Aphytis chilensis</i> How. (Hym., <i>Aphelinidae</i>) on olives	171
I. FAGOONEE. — Application of a Juvenile Hormone Analogue on the desert locust <i>Schistocerca gregaria</i> Forskål by different techniques.....	185
G. RAOUL de PONTIVY. — Biological datas on <i>Rhagium inquisitor</i> L.....	195
My Hanh LAUNOIS-LUONG. — Comparative study of the ovarian activity of seven Sahelian Grasshoppers under the same eco-meteorological conditions	209
E. BRUNEL. — Oogenesis of <i>Psila rosae</i> Fab. (Diptera, <i>Psilidae</i>) : temperature, feeding and host plant influence.....	227
J. FARGUES, P.-H. ROBERT, O. REISINGER. — Formulation aspects for large-scale productions of the entomopathogenic Hyphomycete <i>Beauveria</i> for field applications	247
W. della GIUSTINA, J. B. DENIS. — A method to study the efficiency of pesticides against <i>Trialeurodes vaporariorum</i> West. in experimental greenhouses.....	259
L. FERREIRA, B. PINTUREAU, J. VOEGELE. — A new type of olfactometer. Application to the measurement of the ability of researching and locating the attractive substances of the host in the tichogrammidæ (Hym. <i>Trichogrammatidae</i>)	271
Book reviews.....	281

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de ... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) résumé (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) introduction dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) techniques expérimentales et matériel utilisé, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) résultats, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) discussion et conclusions ; f) titre et résumé anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) remerciements pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) références bibliographiques.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le(s) nom(s) de(s) auteur(s) suivi(s) des initiales du (des) prénom(s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique* du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit × 0,5, soit × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. HURPIN, Département de Recherches de Zoologie, Centre national de Recherches agronomiques, 78280 Guyancourt, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie JOUVE, 17, rue du Louvre, 75001 PARIS. — 10-1979

Dépôt légal : 4^e trimestre 1979. N° d'impression : 26499

CPPAP 1431 ADEP

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1979	France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net	LE NUMÉRO	
			France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n ^{os} par an	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n ^{os} par an	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIO- PHYSIQUE, 6-n ^{os} par an (1)	335 F	370 F	72 F	72 F

(1) Les abonnements aux *Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique* doivent être adressés à :
« Secrétariat des A. B. A. B. B., I. N. R. A., 78350 JOUY-EN-JOSAS ».

APIDOLOGIE, 4 n^{os} par an — Abonnement : France : 80 F — Étranger sauf R. F. A. : 130 F
— Le numéro : France : 25 F — Étranger sauf R. F. A. : 40 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Génétique et Amélioration de la Vigne. 2 ^e Symposium international sur l'amélioration de la vigne, Bordeaux, 14-18 juin 1977. 472 p., 1978.	230,00 F
Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, par le Groupe de Recherches, I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A. 192 p., 1978.	55,00 F
Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par J. Fournet. 1652 p., 1978.	300,00 F
Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par H. Le Louarn et M.-C. Saint-Girons. 164 p., 1977.	80,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et notice explicative, par M. Bordan, J.-P. Legros, J. Moineau. 254 p. et une carte, 1977.	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par J. Chrétien. 218 p. et une carte, 1977.	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par J. Séguy. 152 p. et une carte, 1975.	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par G. Callot. 171 p. et une carte, 1975.	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par J. C. Favrot. 177 p. et une carte, 1974.	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974.	60,00 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974.	27,00 F
L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974.	38,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973.	168,50 F
Le Pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974.	168,50 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974.	95,50 F
Les arbres et arbustes acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973.	63,50 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973.	134,50 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I.N.R.A.-C.N.R.S. 549 p., 1973.	173,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

Table des matières

G. L. JANEAU, J. P. QUERE, F. SPITZ, J. P. VINCENT. — Le radio-tracking en forêt, expériences menées sur le chevreuil (<i>Capreolus capreolus</i>)	131
J. P. VINCENT, G. JANEAU, J. P. QUERE, F. SPITZ. — Note sur la répartition et le rythme d'activité du chevreuil (<i>Capreolus capreolus</i>) en forêt ouverte.	145
Eliane de LAVAU, G. SIOU, G. GROLLEAU, Jeannine CARPENTIER-LE SECH. — Etude comparée de l'action du diquat et du paraquat sur la muqueuse digestive de la Souris, du Rat et du Lapin	159
V. ALEXANDRAKIS, P. NEUENSCHWANDER. — Influence de la poussière des chemins sur <i>Aspidiotus nerii</i> Bouché (Hom. Diaspididae) et son parasite principal, <i>Aphitis chilensis</i> How. (Hym., Aphelinidae) observés sur Olivier	171
I. FAGOONEE. — Application of a Juvenile Hormone Analogue on the Desert Locust <i>Schistocerca gregaria</i> Forskål, by different techniques (Application d'un Analogue de l'Hormone Juvénile sur le Criquet Pèlerin <i>Schistocerca gregaria</i> Forskål effectuée par différentes techniques)	185
G. RAOUL de PONTIVY. — Données biologiques sur <i>Rhagium Inquisitor</i> L. (Coleoptera Cerambycidae)	195
My Hanh LAUNOIS-LUONG. — Etude comparée de l'activité génésique de sept acridiens du Sahel dans des conditions éco-météorologiques semblables.	209
E. BRUNEL. — Etude de l'ovogenèse de <i>Psila rosae</i> Fab. (Diptère Psilidés) : rôle de la température de l'alimentation et de la plante hôte.	227
J. FARGUES, P. H. ROBERT, O. REISINGER. — Formulation des productions de masse de l'hyphomycète entomopathogène <i>Beauveria</i> en vue des applications phytosanitaires.	247
W. della GIUSTINA, J. B. DENIS. — Méthode d'étude de l'efficacité des produits destinés à combattre <i>Trialeurodes vaporariorum</i> West., en serre expérimentale.	259
L. FERREIRA, B. PINTUREAU, J. VOEGELE. — Un nouveau type d'olfactomètre. Application à la mesure de la capacité de recherche et à la localisation des substances attractives de l'hôte chez les Trichogrammes (Hym. Trichogrammatidae)	271
Chronique des livres	281

Contents see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie, Ecologie animale figurent dans Current Contents